

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

1994 par l'Institut National de la Recherche Scientifique  
& l'Université

1995 par l'Institut National de la Recherche Scientifique

**VOL.14 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL**  
Dijon 8-9 Septembre 2000



Éditions de la Société de Biologie

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux, Section Française  
(sous la direction de Jean-Paul LACHAUD et Bertrand SCHATZ)

Volume 14 (2001) - COMPTE RENDU DU COLLOQUE ANNUEL, Dijon 6-8 septembre 2000

ISSN - n° 0256-0076

ISBN - n° 2-905272-13-9

Dépôt Légal : 2ème trimestre 2001

Composé et imprimé à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Colloque annuel Section Française UIEIS :  
En hommage au Professeur Charles Noirot  
Dijon 6-8 septembre 2000

PROGRAMME et RÉSUMÉS :

## COMMUNICATIONS ORALES :

Aron S. & L. Passera - Le sex-ratio chez les *Formicidae* : contrôle royal et manipulation ouvrière  
(*Colony sex ratios in the Formicidae: queen control and worker manipulation*).

Azzouz H., F.-X. Dechaume-Moncharmont & M.-H. Pham-Delègue - Influence de la qualité  
alimentaire sur l'activité de butinage d'abeilles en vol libre (*Influence of the food quality on the  
foraging activity on free flying hoeny bees*).

Brandão C.R.F., J.L.M. Diniz, P.R. da Silva, R. Silvestre & C.I. Yamamoto - Le premier cas de  
phragmose intranidale chez les fourmis. Les reines ergatoïdes de *Blepharidatta conops*  
(*Myrmicinae*) obstruent l'entrée des chambres annexes (*The first case of intranidal phragmosis in  
ants. Blepharidatta conops (Myrmicinae) ergatoid queens block the entrance of subsidiary  
chambers*).

Cadena A., G. Pérez-Lachaud, B. Schatz & J.P. Lachaud - Inhibition de la ponte dans les sociétés  
polygynes d'*Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) (*Reproductive inhibition in  
polygynous colonies of Ectatomma ruidum*).

Cammaerts M.C. - Le conditionnement classique chez une fourmi (*Classical conditioning in an ant*).

Cancello E.M. - Diversité des termites en Amérique du Sud et un genre nouveau en l'honneur de

Charles Noirot (*Termite diversity in South America and a new genus in honor of Dr. Charles Noirot*).

Chagné P., C. Lacassagne & G. Beugnon - Modes de navigation chez une fourmi néotropicale : *Gigantiops destructor* (*Navigational mechanisms in a neotropical ant : Gigantiops destructor*).

Clément J.L., A.G. Bagnères & P. Uva - Génétique des populations des termites européens, signatures chimiques et nouvelles méthodes de lutte (*Population genetics in European termites, chemical signature and new method for control*).

D'Ettoire P. & C. Errard - Modifications du visa chimique chez la fourmi esclavagiste *Polyergus rufescens* selon la nature de la colonie hôte (*Changing in the chemical signature of the slave-making ant Polyergus rufescens as a function of the host colony*).

Dechaume-Moncharmont F.-X., D. Antushev, J.-L. Deneubourg & M.-H. Pham-Delègue - Dynamique de la communication par les danses et effort de butinage chez l'abeille *Apis mellifera* (*Dynamics of dance recruitment and foraging allocation in the honeybee Apis mellifera*).

Eggleton P. - Termites et arbres phylogénétiques : une revue de la phylogénie moderne chez les termites (*Termites and trees: a review of modern termite phylogenetics*).

Evans T. - Récolte de nourriture, construction et changement d'activité chez les ouvriers de termites (*Foraging, building and task switching in worker termites*).

Forschler B.T. - Analyse de la structure des populations naturelles de *Reticulitermes* dans le sud-est des États-Unis par une recherche pluridisciplinaire (*Deciphering colony structure of Reticulitermes field populations in the Southeastern United States using multi-disciplinary research*).

Harry M., C. L. Roose, E. Garnier-Zarli & M. Solignac - Marqueurs moléculaires chez les termites humivores : caractérisation de microsatellites chez *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae) (*Molecular markers for soil-feeding termites: isolation of microsatellites in Cubitermes*).

Jaisson, P. - États de fourmis (*States of ants*).

Jones S. C. - Les termites économiquement importants des États-Unis (*Economically important termites in the United States*).

Kaib M. - Polygynie dans les sociétés de termites : co-opération reproductive ou conflit ? (*Polygyny in termite colonies: reproductive co-operation or conflict ?* ).

Kaminski G., A.-G. Bagnères & M. Tralalon - Attraction et capacité de discrimination de la toile chez une araignée sub-sociale, *Coelotes terrestris* (*Web attraction and web discrimination in a sub-social spider, Coelotes terrestris*).

Leuthold R.H. - Le comportement social chez *Macrotermes* (*Collective behaviour in Macrotermes, a review*).

Liautard C. & L. Keller - Contraintes écologiques à la dispersion chez la fourmi polygyne *Formica execta* (*Ecological constraints on dispersal in the polygynous ant Formica execta*).

Miura T. - Morphogenèse et expression génétique au cours de la différenciation de la caste soldat chez les termites (*Morphogenesis and gene expression in the caste differentiation in termites soldiers*).

Monnin T. & F. L. W. Ratnieks - Glande de Dufour et immobilisation chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadricaps* (*Dufour's gland and worker policing in the queenless ant Dinoponera quadricaps*).

Nalepa C. A. - L'origine des symbiontes microbiens chez les termites : Grassé et Noirot (1959) ré-examiné (*The origin of microbial symbionts in termites: Grassé and Noirot (1959) re-examined*).

Niculita H. & E. Petrochilo - Peut-on établir une corrélation entre l'évolution moléculaire d'un gène du développement et la diversité morphologique des fourmis ? (*The morphological diversity of ants: a consequence of molecular evolution of a developmental gene?* ).

Noirot Ch. - Tube digestif et phylogénie des Termitidae (*Digestive System and Phylogeny in the Termitidae*).

Peeters C. - Les hydrocarbures cuticulaires, indices de l'activité ovarienne, et la régulation de la reproduction chez les insectes sociaux (*Cuticular hydrocarbons, assessment of ovarian activity and reproductive regulation in social insects*).

Peppuy A., A. Robert, E. Sémon & C. Bordereau - Communication chimique et isolement spécifique chez les termites (*Chemical communication and specific isolation in termites*).

Quennedey A., A. Robert, A. Peppuy, A. Courrent & C. Bordereau - Les glandes exocrines des termites : revue de 30 années d'études structurales (*Exocrine glands of termites: an overview on 30 years of structural studies*).

Roisin Y. - Dimorphisme et spécialisation sexuels dans l'évolution des castes chez les termites : une énigme vieille de 50 ans (*Sexual dimorphism and specialization in termite caste evolution: a 50-year-old enigma*).

Rouland C., M. Diouf, A. Brauman & M. Neyrat - Phylogénie des champignons du genre *Termitomyces* (Tricholomataceae, Agaricales, Basidiomycètes) : étude moléculaire basée sur les ITS (*Phylogenetic relationships among Termitomyces -Tricholomataceae, Agaricales, Basidiomycètes- : molecular study based on ITS*).

Sempo G. & C. Detrain - Répertoire comportemental et régulation des soins au couvain chez la fourmi dimorphique *Pheidole pallidula* (*Behavioural repertoire and regulation of brood care in the dimorphic ant Pheidole pallidula*).

Shellman-Reeve J. - Conséquences du choix du partenaire sexuel sur la reproduction chez un termite du bois (*Reproductive consequences of mate choosiness in a wood dwelling termite*).

Su N. Y. - Comportement de construction de galeries chez les termites souterrains (*Tunnelling behavior of subterranean termites*).

Uva P., J. Aubert, J.L. Clément & A.G. Bagnères - Taxonomie moléculaire des termites *Reticulitermes* (Isoptera : Rhinotermitidae) (*Molecular taxonomy of the Reticulitermes termites - Isoptera : Rhinotermitidae*).

Wheeler D. & J.D. Evans - Les profils d'expression génique au cours du développement larvaire de l'abeille ouvrent des pistes intéressantes pour l'étude du déterminisme des castes (*Patterns of gene expression during larval development in the honey bee provide intriguing clues to caste determination*).

Wheeler D.E. - Dispersion et polyphénisme de caste chez les fourmis (*Dispersal and caste polyphenism in ants*).

## POSTERS :

Amé J.M., C. Rivault, G. Théraulaz & J.-L. Deneubourg - Dynamique d'agrégation et reconnaissance coloniale chez *Blattella germanica* (*Aggregation dynamics and colonial recognition in Blattella*

germanica).

Boulay R. & L. M. Hooper-Bui - Le fourragement chez *Solenopsis invicta* : interaction entre état de satiété et système octopaminergique (*Foraging activity in Solenopsis invicta: interaction between state of satiety and octopaminergic control*).

Buhl J., J.-L. Deneubourg, A. Grimal, & G. Theraulaz - Morphogénèse des réseaux de galeries chez la fourmi *Messor sancta* (*Morphogenesis of galleries networks in the ant Messor sancta*).

Cammaerts D., J.F. Marlier & J.C. de Biseau - Relation entre les fourmis *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae) et *Camponotus lateralis* (Formicinae) (*Relationship between Crematogaster scutellaris -Myrmicinae- and Camponotus lateralis -Formicinae*).

Cammaerts M.C. - L'apprentissage spatial et temporel chez la fourmi *Myrmica sabuleti* (*Spatial and temporal learning by the ant Myrmica sabuleti*).

Connétable S., A. Robert, O. Bonnard & C. Bordereau - Développement des colonies et essaimage chez deux termites champignonnistes africains (*Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*) élevés en laboratoire (*Incipient colony development and dispersal flight in laboratory colonies of the fungus-growing termites -Pseudacanthotermes spiniger and P. militaris*).

Daly-Schweitzer S., B. Schatz, A. Cadena & J.-P. Lachaud - Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini) (*Behavioral ecology of the neotropical ant Gnamptogenys sulcata -Ponerinae, Ectatommini*).

De Vos L. & J. Deline - Ultrastructure du "système malpighien" de *Microcerotermes* (Isoptera) (*Ultrastructure of the "malpighian system" of Microcerotermes -Isoptera*).

Delsinne T., H. Jourdan & J. Chazeau - Monopolisation de ressources par *Wasmannia auropunctata* au sein d'une myrmécofaune de forêt Néo-Calédonienne (*Resource monopolization by the tramp ant Wasmannia auropunctata in a New Caledonian dry forest ant community*).

Depickere S., J.-L. Deneubourg & C. Detrain - Étude de l'influence du marquage territorial sur l'agrégation chez la fourmi *Lasius niger* (L.) (*Influence of the odours of the conspecifics on the aggregation in the ant Lasius niger*).

Evans T. A. - Estimation de la taille des populations récoltantes de termites par prélèvement continu : une alternative aux méthodes de marquage-recapture (*Estimating termite foraging*

*population size using constant removal - an alternative to mark-recapture protocols).*

Fourcassié V. , S. Ketelhut, C. Fontella & A. Loureiro Henriques ` Étude comparée de la faune de fourmis en région amazonienne (*A comparative study of the ant fauna in the Amazonian region*).

Freitag A. & A. Guisan - Application d'un échantillonnage aléatoire stratifié pour l'étude de la distribution des fourmis des bois (*Random-stratified sampling design for the study of wood ants distribution*).

Hervier B., G. Josens, J. Deligne, E. Terwinghe & T. Leloup - Étude des structures internes des nids de termites par analyse d'image (*Study of inner structures of termite mounds by image processing*).

Iniesto P., J. Deligne, G. Josens, J. Verbanck & P. Verboonen - Morphologie fonctionnelle des nids de *Noditermes* (Isoptera) (*Functional morphology of Noditermes mounds -Isoptera*).

Jeanson R. , C. Rivault, J.-L. Deneubourg & G. Theraulaz ` Dynamique d'agrégation chez *Blattella germanica* (*Dynamic of aggregation in Blattella germanica*).

Jouquet P. & M. Lepage - Effets des nids de Macrotermitinae souterrains sur les stratégies racinaires et la répartition des herbacées de savane (*Effects of Macrotermitinae underground nests on the root startegy and the savanna herbaceous distribution*).

Lachaud J.-P. & A. García Ballinas ` Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agro-écosystèmes de café et cacao au Mexique (*Biodiversity of the ant fauna (Ponerinae and Cerapachyinae) in Mexican Coffee and cocoa agroecosystems*).

Lachaud J.-P., G. Pérez-Lachaud & J.M. Heraty ` Fourmis ponérines associées aux parasitoïdes du genre *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae) (*Ponerine ants associated with parasitoid wasps of the genus Kapala Cameron -Hymenoptera, Eucharitidae*).

Lainé L.V., R.H.J. Verkerk & D.J. Wright - Une étude comparative entre *Reticulitermes santonensis* et *R. lucifugus grassei* (*A comparative study between Reticulitermes santonensis and R. lucifugus grassei*).

Le Breton J. & V. Fourcassié - Comportement de recherche de nourriture après le recrutement chez la fourmi *Lasius niger* (*Food searching behavior after recruitment in the ant Lasius niger*).

Maeder A. & D. Cherix - Stratégies de reproduction chez deux espèces jumelles de Fourmis des bois (*Reproductive strategies of two sibling species of red wood ants*).

Marlier J.F. & J.C. de Biseau - Exploitation du territoire par la fourmi *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae) (*Territorial ecology of the ant Crematogaster scutellaris -Myrmicinae*).

Marsault D., J.C. Sandoz, J. Champolivier, X. Van Waetermeulen, D. Viollet & M.H. Pham-Delègue - Impact de colza résistant à un herbicide sur l'abeille domestique et sur l'entomofaune pollinisatrice (*Impact of a herbicide resistant transgenic rape on honey bee colonies and on pollinating insects*).

Mercier J.L., A.M. Le Roux & G. Le Roux - *Reticulitermes santonensis* en Touraine : étude en milieu urbain (*Reticulitermes santonensis in Touraine : a study in urban environment*).

Parmentier D. & Y. Roisin - Le polymorphisme des castes chez *Termitogeton nr planus* (Isoptera, Rhinotermitidae) (*Caste polymorphism in Termitogeton nr planus -Isoptera, Rhinotermitidae*).

Pearcy M. & Y. Roisin - Le comportement exploratoire chez un termite sans caste ouvrière, *Prorethra inopinatus* (Rhinotermitidae) (*Exploratory behaviour of a termite without workers, Prorethra inopinatus -Rhinotermitidae*).

Renucci M., A. Tirard & J.-L. Clément - Les polyamines sont-elles impliquées dans la transmission du message phéromonal ? (*Is spermine involved in the transduction of the pheromonal message?*).

Richard F.J., A. Fabre & A. Dejean - Flexibilité réduite dans le comportement prédateur d'une espèce de fourmi arboricole dominante (*Low flexibility in predatory behavior in dominant arboreal ant species*).

Ripart L. & J.-L. Deneubourg - Étude expérimentale et théorique de la dynamique d'agrégation chez *Lasius niger* (*Experimental and theoretical study of the aggregation dynamics of the ant Lasius niger*).

Robert A., A. Peppuy, N.Y. Su, J.L. Leca & C. Bordereau - *Coptotermes havilandi* à l'île de la Réunion, biologie et lutte par la technique des appâts (*Coptotermes havilandi in the Reunion island, biology and bait system control*).

Robert S., A. Zaremski, J.L. Clément & D. Fouquet - Lutte contre les termites à partir de sous-produits de bois tropicaux (*Termite control products from recycled tropical wood by-products*).



Roose-Amsaleg C. L., M. Harry & E. Garnier-Zarli - Influence des termites humivores sur la diversité microbienne des sols (*Influence of soil-feeding termites on soil microbial diversity*).

Théraulaz G., E. Bonabeau, V. Fourcassié, S. C. Nicolis, R. V. Solé, P. Fernández, S. Blanco, R. Fournier, J.-L. Joly, P. Dalle, A. Grimal & J.-L. Deneubourg - Formation de structures spatiales par instabilité de Turing au cours de l'agrégation des cadavres dans des colonies de fourmis (*Pattern formation by Turing instabilities during corpses aggregation in ant colonies*).

von Aesch L., C. Randin, S. Rickebusch & D. Cherix - La fourmi fantôme et le recrutement de masse (*Ghost ant and mass recruitment*).

**Le Sex-ratio chez les *Formicidae* :**  
**Contrôle Royal et Manipulation Ouvrière**

**Aron S.<sup>1</sup> & L. Passera<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Unité des Communautés Animales, Université Libre de Bruxelles, B - 1050 Bruxelles*

<sup>2</sup>*Éthologie et Psychologie Animale, CNRS 5550, Université Toulouse III, F - 31062 Toulouse*

L'étude du sex-ratio chez les Hyménoptères sociaux constitue un des tests les plus puissants des concepts de la biologie évolutive, comme la théorie du sex-ratio, la sélection de la parentèle, ou la théorie des conflits parents-descendants. Le déterminisme du sexe haplodiploïde caractéristique des Hyménoptères induit des asymétries de parenté entre les membres d'une même société. De telles asymétries génétiques sont à l'origine de conflits d'intérêts entre reines et ouvrières d'une même société quant à l'énergie à investir dans l'élevage de la descendance sexuée. Dans la mesure où leur corrélation génétique est identique avec leurs filles et leurs fils, les reines peuvent optimiser leur succès reproductif en favorisant un investissement énergétique équivalent dans les deux sexes de la descendance. Par contre, en raison du système haplodiploïde, les ouvrières sont génétiquement plus proches de leurs soeurs que de leurs frères et elles doivent maximiser leur succès reproductif en biaisant l'investissement énergétique en faveur du sexe femelle. Plusieurs travaux réalisés chez les *Formicidae* montrent que l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle des populations, confortant l'hypothèse d'un contrôle ouvrière sur le sex-ratio. Des études récentes montrent cependant que les variations du sex-ratio chez les Hyménoptères sociaux ne sont pas exclusivement attribuables à un contrôle des ouvrières. Chez certaines espèces de fourmis, le sex-ratio des colonies est largement sous le contrôle royal. Ainsi, le sex-ratio primaire (proportion d'oeufs haploïdes) produit par les reines influence directement la proportion d'individus de chaque sexe élevés par les ouvrières. Les raisons (proximales et/ou ultimes) des fluctuations du sex-ratio primaire ne sont pas toujours claires. L'application future de nouvelles techniques moléculaires devrait permettre de déterminer avec plus d'efficacité la proportion d'individus de chaque sexe à différents stades de leur développement et par conséquent la contribution respective des reines et des ouvrières dans l'établissement du sex-ratio des colonies.

**Colony sex ratios in the *Formicidae*:**  
**queen control and worker manipulation**

Sex allocation in eusocial Hymenoptera has become a general model in testing key issues in evolutionary biology, e.g. sex ratio theory, kin selection and inclusive fitness theories, parent-offspring conflict theory. This is largely due to the haplodiploid sex determining system of Hymenoptera, by which males are primarily haploid and females diploid. Haplodiploidy causes relatedness asymmetries with a higher relatedness between sisters than between sisters and brothers or mother and offspring. As a result, theory predicts that natural selection acts on workers to invest greater resources in reproductive females than males. However, because queens are equally related to daughters and sons, natural selection should act on queens to prevent workers from biasing reproductive investment. Because workers both rear the brood and outnumber the queen(s), they are expected to win the conflict. Consistent with this prediction, data on ants often revealed female-biased population-wide sex allocation ratios in reproductive broods. To date, substantial worker control appears widely accepted for ants. However, recent studies show that sex ratio variations in eusocial Hymenoptera cannot always be attributed to a worker control. In some

ant species, colony sex ratio is largely under queen control. Queens directly influence the secondary sex ratio of their colony by shifting the primary sex ratio (proportion of haploid eggs). The reason (proximate and/or ultimate) for such a shift is not always obvious. The use of new molecular tools should help in determining the primary sex ratio more accurately and consequently the respective contribution of queens and workers on colony sex ratios in the near future.

---

### **Influence de la qualité alimentaire sur l'activité de butinage d'abeilles en vol libre**

**Azzouz H., F.-X. Dechaume-Moncharmont & M.-H. Pham-Delègue**

*Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés,  
INRA-BP 23-91440 Bures-sur-Yvette, France*

Notre hypothèse de travail était que les butineuses d'une colonie d'abeilles soumises à un choix entre deux sources alimentaires identiques se répartiraient également sur les deux sources, et qu'une différence de qualité induirait un comportement discriminatif. A terme, notre objectif est d'évaluer l'incidence d'une présence de produits toxiques (pesticides chimiques ou produits de transgènes dans le cas de plantes transgéniques), même présents à faibles doses, sur l'activité de butinage de population d'abeilles. Des expériences comportementales en cage de vol intérieure ont été effectuées pour étudier le comportement de butinage des abeilles face à des sources artificielles placées de façon symétrique par rapport à la colonie. Nous avons marqué et compté les abeilles au niveau des sources alimentaires proposées, et effectué des enregistrements vidéo pour déterminer le temps de butinage par individu. Ces expériences nous ont permis de décrire la dynamique du comportement de butinage au cours du temps (fréquence des visites, temps de butinage, pourcentage d'abeilles actives, pourcentage d'abeilles fidèles) et de mesurer les conséquences de modifications de la composition des sources (concentration en sucre, composés toxiques) sur le comportement de butinage. De plus, les capacités d'apprentissage olfactif des abeilles recrutées sur les sources ont été évaluées dans une procédure de conditionnement pavlovien. Les résultats obtenus montrent que la présence d'une protéine insecticide "Bowman-Birk Inhibitor" à la concentration de 100µg/ml ne modifie pas la stratégie de butinage des abeilles. Cependant, nous avons trouvé une légère diminution des performances d'apprentissage chez les individus butinant sur les sources additionnées de BBI.

### **Influence of the food quality on the foraging activity on free flying honey bees**

The working hypothesis is that foragers from a honey bee colony subjected to a choice between two identical food sources would visit equally the two sources, whilst a difference in quality would induce a discriminative behaviour. Our final objective is to evaluate the effect of toxics (chemical pesticides or transgene products in the case of transgenic plants), even at low doses, on the foraging activity of bee populations. Experiments in a flight room were designed to study the foraging behaviour of bee on artificial flower feeders placed symmetrically in front of the hive. We labelled and counted the bees, and made video recordings to determine the foraging duration. These experiments allowed to describe the dynamic of the foraging activity (frequency of visits, foraging duration, percentage of

active bee, percentage of constant bee), and to evaluate the consequences of modifications in the composition of the sources (concentration of sugar, toxics) on the foraging behaviour. In addition, the olfactory learning performances of bees recruited on the feeders were evaluated using a classical conditioning procedure. We showed that the presence of an insecticidal protein "Bowman-Birk Inhibitor" at 100µg/ml does not change the bees foraging strategy. Nevertheless, the learning abilities of individuals that previously foraged on BBI-added food sources were slightly decreased.

---

### **Le premier cas de phragmose intranidale chez les fourmis. Les reines ergatoïdes de *Blepharidatta conops* (Myrmicinae) obstruent l'entrée des chambres annexes**

**Brandão C.R.F.<sup>1</sup>, J.L.M. Diniz<sup>2</sup>, P.R. da Silva<sup>1</sup>, R. Silvestre<sup>1</sup> & C.I. Yamamoto<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, cp. 42694, SP, 04299-970, Brazil

<sup>2</sup>Campus Avançado de Jataí, UFG, cp. 03, Jataí, GO, 75800-000, Brazil

Les ouvrières de la fourmi myrmicine des Néotropiques *Blepharidatta conops* (groupe sœur de la tribu des fourmis champignonnistes Attini) récoltent à l'extérieur du nid pendant les heures du jour en évitant la période la plus chaude, bien qu'un petit nombre d'ouvrières puisse rester à l'extérieur toute la journée. 30 à 35% des 200 ouvrières de chaque colonie en moyenne sont des récolteuses qui cherchent des proies vivantes et des carcasses dans une zone circulaire d'environ 1,5 mètre de rayon autour de l'ouverture du nid. Les nids adultes sont formés d'une galerie presque verticale de 20 cm de profondeur, à peine plus étroite que l'orifice de sortie et se terminant par un cul de sac en forme de cône s'élargissant au fond. A mi-hauteur de cette galerie principale se trouve une chambre annexe où vivent la reine ergatoïde et les larves. A l'intérieur des chambres principale et annexe, on trouve des fragments ou des agglomérats comprenant des herbes, des graines et des carcasses entières ou fragmentées d'arthropodes (Diniz *et al.* 1998). Les ouvrières nourrices de *B. conops* maintiennent leurs larves entre leurs mandibules le long des parois du nid cylindrique, mais quand les nids sont adultes ou visités ou habités par des prédateurs, essentiellement des coléoptères Histeridae Hetaerinae (adultes et larves), les ouvrières cachent les larves dans une chambre annexe dont l'entrée est alors fermée par l'extrémité antérieure phragmotique particulière de la seule reine ergatoïde existant dans la colonie. En outre, les ouvrières apportent de fins débris de graines pour ajuster le diamètre de la galerie de la chambre des larves au diamètre de la tête de la reine. La face extrêmement modifiée de la tête et l'inclinaison du pronotum de la reine constituent un nouveau type de phragmose cryptique chez les fourmis (voir revue dans Hölldobler et Wilson, 1990) où des modifications structurales exceptionnelles ajoutées à une sculpture complexe donnent à la reine la possibilité de se comporter comme une porte vivante, permettant l'entrée et la sortie des congénères lorsque ceux-ci frappent à la face antérieure de la tête. Onze des 24 nids examinés à Selviria, MS, Brésil, possédaient des visiteurs arthropodes, seuls ou en groupe. Nous avons observé des larves et des adultes d'Hetaerinae s'attaquant à des larves de *B. conops*, mais elles ne sollicitent jamais les ouvrières pour la nourriture. En comparant la silhouette phragmotique des reines de différentes localités, nous avons remarqué une variation dans leur sculpture, mais aucune différence n'a été relevée au niveau des ouvrières ou des mâles de ces mêmes échantillons. Une étude plus détaillée de la fondation des colonies et des stratégies reproductives est en cours. La fourmi d'Amazonie *Blepharidatta brasiliensis* et une espèce non décrite des forêts humides de Bahia, Est du

Brésil, nichent dans des feuilles enroulées sur la litière, leurs reines ergatoides n'ont pas de tête phragmotique.

Diniz, J. L. M., Brandão, C. R. F. and C. I. Yamamoto, 1998. Biology of *Blepharidatta* Ants, the Sister group of the Attini: A possible origin of Fungus- Ants Symbiosis. *Naturwissenschaften*, 85(6): 270-274.  
Hölldobler and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Cambridge, Mass. Belknap Press. xii+ 732p.

### **The first case of intranidal phragmosis in ants. *Blepharidatta conops* (Myrmicinae) ergatoid queens block the entrance of subsidiary chambers**

Workers of the Neotropical myrmicine ant *Blepharidatta conops* (the sister group of the fungus growing tribe - the Attini) forage outside the nest during daylight hours, avoiding the warmest period, although a few workers can stay out of the nest all day long. Some 30-35% of the 200 workers in each colony in average are foragers, that search for live prey and carcasses in a circular area with approximate average radius of 1.5 m around the nest opening, and live in dense populations. Mature nests are shaped like an almost vertical 20 cm deep channel, not much narrower than the opening, ending blindly in a cone shaped widening at the bottom. In the middle length of this main channel, there is a subsidiary chamber, where the ergatoid queen and the larvae remain. Inside the main and subsidiary chambers we found fragments or entire items encompassing grasses, seeds, and several arthropod entire carcasses and fragments (Diniz *et al.* 1998). *B. conops* nurse workers keep their larvae in between the mandibles along the cylindrical nest's walls, but when the nests are mature or visited or inhabited by predators, mostly Histeridae Hetaerinae beetles (adult and larvae), the ant workers hide the immatures in a subsidiary chamber, which entrance is then closed by the peculiar phragmotic anterior end of the only one ergatoid queen per colony. Moreover workers bring fine grained debris to adapt the diameter of the immature's chamber tunnel to the diameter of the queen's anterior disk. The extremely modified head disk and anterior slope of the pronotum of the queen represent a new kind of cryptic phragmosis in ants (see revision in Hölldobler and Wilson, 1990), where exceptional modifications of these structures, both covered with additionally intricate sculpture, enable the queen to behave as a living gate for the chamber, giving way to entering or leaving nestmates when tapped on the anterior disk. Eleven out of 24 nests dissected in Selvíria, MS, Brazil, housed other arthropod visitors either alone or in combination. We observed larvae and adults Hetaerinae preying on *B. conops* larvae, but never soliciting food from the ant workers. Comparing the phragmotic disks of queens from populations of *B. conops* from different localities, we noticed that they vary in terms of sculpture pattern, while no differences were observed among workers or males from the same samples. A more detailed study on colony founding and reproductive pattern in *B. conops* is under way. The Amazonian *Blepharidatta brasiliensis* and an undescribed species from the wet forests of Bahia, Eastern Brazil nest inside rolled leaves over the litter; their ergatoids queens show no phragmotic heads.

---

### **Inhibition de la ponte dans les sociétés polygynes d'*Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**

Cadena A.<sup>1</sup>, G. Pérez-Lachaud<sup>1</sup>, B. Schatz<sup>2</sup> & J.P. Lachaud<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> ECOSUR, Tapachula, Mexique

<sup>2</sup> L.E.C.A., ERS-CNRS 2041, Université Paul Sabatier, Toulouse, France

Chez la fourmi ponérine néotropicale *Ectatomma ruidum*, la polygynie touche de 17 à 32 % des colonies dans les populations ne présentant que des macrogynes et de 40 à 44 % des colonies dans les populations présentant également des microgynes. Dans une population du sud du Mexique où coexistent macro- et microgynes, 226 colonies (143 monogynes et 83 polygynes) ont été récoltées. Les 377 reines rencontrées dans ces nids ont été disséquées et l'état de leur spermathèque ainsi que divers paramètres ovariens ont été relevés. Plus de 96 % des femelles possédaient une spermathèque pleine mais, alors que 89,5 % des reines des colonies monogynes (n = 143) offraient les caractéristiques ovariennes de femelles reproductrices, de telles caractéristiques n'ont été retrouvées que dans 59,8 % des reines de colonies polygynes (n = 234). Cette différence s'explique par l'existence d'un degré plus ou moins prononcé d'inhibition fonctionnelle de la ponte : dans de nombreuses colonies polygynes, une seule femelle (45 % des cas, n = 80) ou bien un nombre réduit de femelles (2 à 4 : 20 % des cas) assure réellement la reproduction. Ce phénomène est pratiquement deux fois plus important dans les colonies renfermant des microgynes que dans les colonies ne contenant que des macrogynes (85 % des cas *versus* 45 %). Par ailleurs, dans les colonies renfermant simultanément des macro- et des microgynes, l'inhibition est essentiellement assurée par des macrogynes (80 % des cas, n = 20). L'analyse d'expériences de regroupement de plusieurs reines dans un même nid artificiel et l'étude préliminaire de la division du travail entre femelles, dans des fondations pléométriques artificielles, ne semblent pas indiquer cependant que cette inhibition soit due à un comportement agressif entre les reines.

#### **Reproductive inhibition in polygynous colonies of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**

In the Neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum*, polygyny affects 17 to 32% of the colonies in populations where only macrogynes are known, and up to 40-44% in populations where the microgyne morph is also present. In a population from Southern Mexico where both queen morphs coexist, 226 colonies were collected (143 monogynous and 83 polygynous) and all the queens (n = 377) were dissected. The spermatheca was looked for insemination and some ovarian variables were recorded. More than 96% of the females had a full spermatheca. However, only 59.8% of the queens from polygynous colonies (n = 234) showed ovarian characteristics in accordance with those of functional reproductives, while 89.5% of the queens from monogynous colonies (n = 143) did so. Such a difference could be explained by the existence of a reproductive inhibition more or less marked: in various polygynous colonies, only one female (45% of the cases, n = 80) or a reduced number of females (2 to 4: 20% of the cases) are really involved in egg laying. In colonies including microgynes, this phenomenon is twice as important as that observed in colonies having only macrogynes (85% of the cases *vs* 45%). Moreover, in colonies where both queen morphs are present, the reproductive inhibition is mainly governed by the macrogynes (80% of the cases, n = 20). Tests were performed in order to analyze the ability of the queens from polygynous colonies to get together in artificial tube-nests. We also studied the division of labour among queens in artificial pleometrotic colony foundations. The results indicate that queen aggressive behavior is unlikely to explain the establishment of the reproductive inhibition.

---

## **Le conditionnement classique chez une fourmi**

**Cammaerts M.C.**

*Université Libre de Bruxelles, 50 A. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles*

J'ai tenté de voir si le conditionnement classique était possible chez la fourmi *Myrmica sabuleti*. A 5 groupes de 2 fragments de société, j'ai présenté, 12 fois, un stimulus conditionnel (un triangle vert ou de l'oignon) et un stimulus inconditionnel (une goutte d'une solution sucrée) soit simultanément, soit successivement, soit de manière différée avec un hiatus de 5 min ou de 15 min entre les deux présentations, soit en ordre inverse. Le conditionnement fut possible à la suite des présentations simultanées, successives, et différée de 5 min, mais non dans les deux autres types de présentations. Les fourmis conditionnées au triangle vert ont discriminé celui-ci d'un triangle jaune et d'un triangle bleu ; elles ont généralisé leur conditionnement à un carré vert et à un rectangle vert. Celles conditionnées à l'oignon ont généralisé leur conditionnement à du poireau et de l'ail, mais ont discriminé l'oignon du chou et de l'endive. Chaque fois qu'il y eut conditionnement, je les ai éteints, puis j'ai conditionné à nouveau les fourmis en 5 renforcements, et éteint ces seconds conditionnements. Les seconds conditionnements furent meilleurs que les premiers et leur extinction plus longue. Des différences d'efficacité apparurent entre le stimulus conditionnel visuel et l'olfactif. Par le biais de telles expériences, on pourrait préciser la manière dont les fourmis perçoivent leur milieu, et les éléments qui leur permettent de mémoriser un lieu précis.

### **Classical conditioning in an ant**

Our aim was to tempt a classical conditioning in the ant *Myrmica sabuleti*. To 5 groups of 2 society fragments, we presented, 12 times, a conditioned stimulus (green triangle or onion) and an unconditioned stimulus (sugared liquid food) either simultaneously, or successively, or with a delay of 5 min or 15 min between the two presentations, or in the inverse order. Conditioning was obtained thanks to simultaneous, successive and with a delay of 5 min kinds of presentations, but failed in the two other kinds of presentations. The ants discriminated the green triangle from a yellow and a blue one, but generalized their response to a green square and a green rectangle ; they generalized their response to onion to leek and garlic, but discriminated cabbage and witloof from onion. In each case where conditioning occurred, the ants' responses were extinguished, then second conditionings were performed, and these last ones extinguished. The second conditionings were of better quality than the first ones and their extinction took longer. Differences of efficiency appeared between the visual and the olfactory stimuli. Thanks to such experiments, it should be possible to precise how the ants perceive their environment, and which elements allow them to memorize places.

---

## **Diversité des termites en Amérique du Sud et un genre nouveau en l'honneur de Charles Noirot**

**Canello E.M.**

*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, cp. 42694, SP, 04299-970, Brazil*

La faune des termites de la zone zoogéographique des Néotropiques est considérée comme la deuxième plus riche au monde, après la zone Ethiopienne. Il est toutefois important de préciser que les termites de la zone Ethiopienne ont beaucoup plus retenu l'attention des scientifiques européens que ceux de la zone Néotropical. Il est ainsi possible que la faune néotropical se révèle être la plus importante lorsque les deux zones géographiques auront été complètement décrites. Les œuvres majeures pour les Néotropiques sont celles de Silvestri (1903), Emerson (1925) et Snyder (1926, 1959). Récemment, un premier inventaire des termites d'Argentine a été publié (Torales *et al.*, 1997). Des résultats originaux et des projets en cours de réalisation sur la faune des termites d'Amérique du Sud y sont présentés. J'ai réalisé personnellement une revue des études faunistiques menées au Brésil (Canello, 1996). Je présenterai ici les données acquises depuis cette date et discuterai des problèmes liés à la diversité et la richesse des termites. Je parlerai en outre d'un nouveau projet entrepris par mes collègues et moi-même sur la Forêt Humide Atlantique. Dans cet article (Canello, *op. cit.*) sont résumés les résultats d'une étude que j'ai menée dans les localités du nord-est du Brésil où de nombreux nouveaux *taxa* ont été récoltés. L'un d'entre eux est le nouveau genre et la nouvelle espèce présentée ici pour la première fois (Canello & Myles, sous presse). Nous avons décidé d'honorer Charles Noirot, l'un des plus illustres termitologues au monde en nommant ce nouveau *taxon* : *Noirotitermes noiroti* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Noirotitermes* est le quatorzième genre du groupe néotropical de Nasutitermitinae à soldats mandibulés. Les principaux caractères distinctifs sont la forme extraordinaire de la tête du soldat possédant deux paires de cornes, sa très petite taille, son nasus court et large, les fines mandibules du soldat, la forme unique du pronotum du soldat et son articulation inhabituelle avec la tête qui conduit à une orientation vers le bas également inhabituelle du nasus. La morphologie du soldat et le tube digestif de l'ouvrier sont présentés avec une discussion sur les relations phylogénétiques.

Canello, E.M., 1996. Termite diversity and richness in Brazil - an overview. p.173-182. In Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A.(eds.). *Biodiversity in Brazil: a first approach*. São Paulo: CNPq.

Canello, E.M. & T.G Myles. *Noirotitermes noiroti* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae): a new genus and new species. *Sociobiology* (in press).

Emerson, E.A., 1925. The termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana. *Zoologica*, 6:291-459.

Silvestri, F., 1903. Contribuzione alla conoscenza dei Termiti e Termitofili dell'America meridionale. *Redia*, 1:1-34

Snyder, T.E., 1926. Termites collected on the Mulford Biological Exploration to the Amazon Basin 1921-1922. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 68 (14):1-76

Snyder, T.E., 1959. New termites from Venezuela, with keys and a list of described Venezuelan species. *The American Midland Naturalist*, 61 (2):313-321.

Torales, G.J., E.R. Lafont, M.O. Arbino, & M.C. Godoy, 1997. Primera lista faunística de los isópteros de la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 56 (1-4): 47-53.

### **Termite diversity in South America and a new genus in honor of Dr. Charles Noirot**

The Neotropical termite fauna is considered the second richest in the world, after the Ethiopian zoogeographic region. Nevertheless, it is important to mention that the Ethiopian termite fauna has received much more attention than that of Neotropical one by European scientists, it is therefore possible that by the time both faunae are fully described, that the Neotropical fauna will prove to be the largest. Among the major regional treatises are Silvestri (1903), Emerson (1925) and Snyder (1926, 1959). Recently, a first list of the termites from Argentina was published (Torales *et al.*, 1997).



Some original results and projects, now in progress, on the termite fauna from South America are discussed. Canello (1996) made a survey of the faunistic studies carried out in Brazil. The new data from then until now is presented. In addition, I discuss problems concerning access to the diversity and richness of termites, and I present a new project now in progress along the Atlantic Rain Forest being undertaken by myself and colleagues. In that paper (Canello, *op. cit.*) were summarized the results of a project carried out by myself in localities of Northeastern Brazilian formations, when many new *taxa* were collected. One of them is the new genus and new species here presented for the first time (Canello & Myles, in press). We decided to honor Dr. Charles Noirot, one of the most illustrious termitologist in the world, naming this new *taxa* as *Noirotitermes noiroti* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Noirotitermes* is the fourteenth genus of the neotropical group of Nasutitermitinae with mandibulate soldiers. The main distinguishing characters are the extraordinary shape of the soldier head-possessing two pairs of horns, its very small size, the shorter and wider nasus, the slender soldier mandibles, the unique shape of the soldier pronotum, and its unusual articulation with the head, which results in an equally unusual downward orientation of the nasus. As well, the morphology of the soldier and the worker digestive tube are presented along with a discussion of its phylogenetic relationships.

---

### **Modes de navigation chez une fourmi néotropicale : *Gigantiops destructor***

**Chagné P., C. Lacassagne & G. Beugnon**

*Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, ERS CNRS 2141,  
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse*

Les fourmis *Gigantiops destructor* apprennent des routes familières lors de leur fourragement. Ces routes peuvent atteindre 30 m en milieu naturel et impliquent sûrement l'acquisition d'une séquence motrice et/ou de vues du paysage environnant. Les fourmis ont à leur disposition différents modes de navigation parmi lesquels l'intégration de trajet, l'utilisation de séquences motrices et de repères visuels. Nous avons donc réalisé une série d'expériences aussi bien au laboratoire que sur le terrain afin de connaître les différents indices utilisés par *G. destructor* lors de son retour au nid. Nous présentons les résultats obtenus lors des expériences de laboratoire (compensation d'un détour, apprentissage d'une séquence visuo-motrice et d'une séquence visuelle, mise en place d'une routine motrice...) ainsi que ceux obtenus en Guyane (orientation après un déplacement passif de l'insecte ou de son nid...).

### **Navigational mechanisms in a neotropical ant : *Gigantiops destructor***

The ant *Gigantiops destructor* forages along familiar routes (sometimes more than 30m). The learning of such long routes requires the acquisition of motor sequences and/or views of the surrounding landscape. We know that ants can use several navigational mechanisms : path integration, visual or motor learning...Several experiments were performed to investigate which cues *Gigantiops destructor* ants use during their foraging and homing trips. We present results from the lab (detour behaviour, visuo-motor learning, visual learning, motor skills...) and those obtained in the field (orientation after passive displacement of the nests or of the ants...).

---

## Génétique des populations des termites européens, signatures chimiques et nouvelles méthodes de lutte

Clément J.L., A.G. Bagnères & P. Uva

Laboratoire de Neurobiologie, UPR 9024 CNRS, Marseille, France

Les études de polymorphisme enzymatique, des substances défensives des soldats, des hydrocarbures cuticulaires et de l'ADN mitochondrial des *Reticulitermes* en Europe occidentale ont donné des informations importantes sur les espèces et les structures génétiques de leurs populations. Cinq espèces jumelles sont décrites dans les écosystèmes forestiers et les villes par l'utilisation de ces études multivariées et l'analyse des mécanismes d'isolement spécifique (attractions sexuelles et signatures chimiques). Les termites possèdent deux stratégies d'expansion liées aux deux types de reproduction : l'essaimage et le bouturage. La majorité des colonies de *R. banyulensis* et des colonies du sud de la Péninsule ibérique de *R. grassei* sont fermées et possèdent un couple unique de reproducteurs. Les colonies de *R. grassei* de la zone nord sont ouvertes en été et fermées en hiver avec une grande homogénéité génétique. Chez *R. lucifugus* et *R. santonensis* les colonies sont ouvertes toute l'année. Ces différentes espèces causent des dégâts considérables en Europe. Des molécules nouvelles sont maintenant disponibles (régulateurs de croissance, molécules agissant sur des cibles originales comme les récepteurs GABA ou des enzymes spécifiques aux insectes). L'utilisation de ces molécules qui permettent l'emploi de techniques plus respectueuses de l'environnement, comme l'utilisation de pièges, se heurtent à de nombreux obstacles biologiques. En effet les cinq espèces présentent des comportements et des résistances très différentes. La diffusion des toxines est dépendante de la structure génétique des populations et des colonies. L'homme a, de plus, dispersé les différentes espèces jumelles en dehors de leurs aires naturelles. Comme ces espèces réagissent différemment aux méthodes de lutte, la détermination précise des espèces est indispensable aux applicateurs pour adapter efficacement les techniques à chaque cas.

Bagnères, A.-G., G. Rivière, J.-L. Clément, 1998. Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. *Chemoecology* 8: 201-209.

Clément, J.L. and A.G. Bagnères, 1997. Nestmate recognition in Termites : In Pheromone communication in social insects : ants wasps, bees and Termites. (R.K. Vander Meer, M. Breed, M. Winston and C. Espelie Edits), West view Inc. Col. pp. 125-155 .

Bagnères, A.G., A. Killian, J.L. Clément, C. Lange, 1991. Interspecific recognition among Termites of the genus *Reticulitermes* : Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.*, 17 (12): 2397-2420.

Bagnères A.G., J.L. Clément, M.S. Blum, R.F. Severson, C. Joulié, C. Lange, 1990. Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud) : Polymorphism and chemotaxonomy. *J. Chem. Ecol.*, 16 (12): 3213-3244.

Clément, J.L., H. Lloyd, P. Nagnan, M.S. Blum, 1989. n-Tetradecyl propionate : identification as the sex pheromone of a Termite (*Reticulitermes flavipes*). *Sociobiology* 15 (1):19 24.

Clément, J.L., M. Lemaire, P. Nagnan, P. Escoubas, A.G. Bagnères, C. Joulié, 1988. Chemical Ecology of European Termites of the genus *Reticulitermes*. Allomones, pheromones and kairomones. *Sociobiology*, 14: 165-172.

Clément, J.L. 1987. Open and closed societies in Termites of the genus *Reticulitermes*, geographic variations and seasonality. *Sociobiology*, II (3): 311-323.

Clément, J.L., R. Howard, M. Blum et H. Lloyd, 1986. Isolement spécifique des Termites du Genre *Reticulitermes* du sud-est des Etats-Unis. Mise en évidence grâce à la chimie et au comportement d'une espèce jumelle de *R. virginicus* : *R. malletei* sp nov et d'une semi-species de *R. flavipes*. *C.R. Acad. Sc.*, 302 (2): 67-70.

Clément, J.L., 1984. Diagnostic alleles of species in *Reticulitermes*. *Experientia*, 40: 283-285

Clément, J.L. 1981. Enzymatic polymorphism in the european populations of various *Reticulitermes* species in "*Biosystematics of social Insects*" (J.L. Clément, P.E. Howse Ed.) Academic Press. pp. 49-61.

Parton A.H., P.E. Howse, R. Baket and J.L. Clément, 1981. Variation in the Chemistry of the frontal gland secretion of european *Reticulitermes* species. In "*Biosystematics of social Insects*". (J.L. Clément, P.E. Howse Ed.) Academic Press. London pp. 193-204.

### **Population genetics in European termites, chemical signature and new method for control**

Enzymatic polymorphism, soldier defensive compounds, cuticular hydrocarbons and mtDNA of *Reticulitermes* populations give us informations on species and population genetics in western Europe. Five sibling species were separated in european forests and urban location using multivariate informations correlated with mechanism of species isolation (sexual attractivity and chemical signatures). Termites have two dispersal strategies (swarming and budding) corresponding with the two types of reproduction. Colonies of *R. banyulensis* and colonies of *R. grassei* in southern areas are closed families with a single couple of reproductives. Colonies of *R. grassei* in northern areas are open in the summer and closed in the winter with a great genetic homogeneity. In *R. lucifugus* and *R. santonensis*, colonies remain open year round. Termite species of the *Reticulitermes* genus cause extensive property damage in Europe. A number of safer agents are now available such as growth regulators and molecules that target newly discovered functions or biochemical receptors (e.g. GABA receptors, monoamino oxydases, ...). These breakthroughs have enabled the development of more sophisticated technologies such as baits. However widespread implementation of these sophisticated technologies still faces numerous obstacles because the five species of termites found in Europe differ widely in behaviour and resistance to control techniques. Diffusion of the toxin varies depending on the genetic structure of each nest. It should also be noted that human endeavour in recent years has resulted in a displacement of species outside of natural area. Since species react differently to new control techniques and agents, identification systems must be develop to allow PCO to customise control strategy.

---

### **Modifications du visa chimique chez la fourmi esclavagiste *Polyergus rufescens* selon la nature de la colonie hôte**

**D'Ettoire P. & C. Errard**

*Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UPRES A CNRS 6035) – Université François Rabelais, Parc Grandmont 37200, Tours, France.*

Les parasites sociaux exploitent à leur propre profit les sociétés d'insectes. Ils sont capables de s'introduire dans les colonies de leurs hôtes en manipulant les supports de la communication. La

fourmi *Polyergus rufescens* est une espèce esclavagiste obligatoire qui effectue des raids pour piller le couvain de l'espèce hôte appartenant au genre *Formica*. Lors de la fondation de la colonie, la jeune femelle fécondée de *P. rufescens* doit trouver un nid de l'espèce hôte, y pénétrer puis tuer la reine hôte et enfin se faire adopter par les ouvrières adultes. Quand les ouvrières esclavagistes émergent dans le nid de l'hôte, elles sont acceptées et soignées par les ouvrières résidentes. Nous avons tenté de comprendre leur intégration sociale en réalisant des études comportementales et des analyses chimiques. Des cocons de *P. rufescens* ont été introduits dans de nids de différentes espèces de *Formica* (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. gagates*, *F. selysi*). Dans tous les cas, les jeunes esclavagistes ont été adoptés et ont présenté de nombreuses interactions (trophallaxies orales, toilettes) avec les ouvrières matures des *Formica*. Pour la première fois dans la sous-famille des Formicinae, nous avons observé des trophallaxies proctodéales, dans lesquelles les donneurs étaient les jeunes esclavagistes. L'intégration sociale des ouvrières *P. rufescens* dans les différentes colonies hôtes pourrait être due à une convergence des profils chimiques du parasite et de l'hôte. La question reste à savoir par quel mécanisme se ferait l'acquisition des hydrocarbures allospécifiques : transfert ou biosynthèse *de novo*.

### **Changing in the chemical signature of the slave-making ant *Polyergus rufescens* as a function of the host colony**

Social parasites are able to introduce in colonies of they hosts and to manipulate the communication code. *Polyergus rufescens* is a slave-making ant that raids colonies of the genus *Formica*. To found a new colony the newly-mated queen has to find and penetrate a host colony, kill the resident queen and get adoption from the adult workers. The parasitic brood is cared by the hosts and newly eclosed slave-making workers integrate into the new mixed colony. Behavioural and chemical analyses were carried out to study the social integration of the parasite. Cocoons of *P. rufescens* were introduced into nests of different species of (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. gagates*, *F. selysi*). Young slave-makers were always adopted and several social interactions with adult *Formica* workers where recorded. For the first time in the subfamily of Formicinae, we observed some instances of abdominal trophallaxis where the parasite was the donor. Social integration of *P. rufescens* workers in different host colonies could be due to a convergence of the chemical profile between parasite and host. The question arises about the mechanism for the acquisition of allospecific hydrocarbons: it could be mimicry or camouflage.

---

### **Dynamique de la communication par les danses et effort de butinage chez l'abeille *Apis mellifera***

**Dechaume-Moncharmont F.-X.<sup>1</sup>, D. Antushev<sup>1</sup>, J.-L. Deneubourg<sup>2</sup> & M.-H. Pham-Delègue<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, INRA, BP 23, 91440 Bures-sur-Yvette*

<sup>2</sup> *Centre d'Etudes des Phénomènes non linéaires et des Systèmes Complexes, Université Libre de Bruxelles, Bd du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique*

L'étude des sociétés d'insectes pose le problème de l'intégration des propriétés individuelles à l'échelle collective. Ainsi l'approvisionnement en nectar de la colonie d'abeille ne peut pas être simplement envisagé comme la somme des comportements de butinage individuels. Dans notre

étude, nous avons tenu compte du recrutement alimentaire par la danse qui agit sur le comportement collectif comme un phénomène amplifiant et permet à la colonie d'exploiter rapidement une source nouvellement découverte. Nous avons donc entraîné un petit nombre d'abeilles à venir exploiter une source de nourriture disposée à 100 mètres de la colonie. Puis nous avons mesuré la fréquence des visites individuelles sur les sources et la dynamique du recrutement : les probabilités de danses et leur évolution en fonction du temps ont été filmées à travers les parois vitrées de la ruche d'observation. La mesure de ces paramètres, ainsi que les données de la littérature, nous ont servi à calibrer un modèle mathématique du butinage collectif basé sur un système d'équations différentielles et des simulations numériques. Le modèle décrit bien la dynamique d'exploitation de la source et nous conduit à une série de prédictions comme par exemple l'importance d'un temps de danse maximisant l'approvisionnement de la colonie.

### **Dynamics of dance recruitment and foraging allocation in the honeybee *Apis mellifera***

In social insects, one major question to be addressed is how to relate individual behaviour to collective activity. Collective foraging behaviour of honeybee is not simply the sum of each single forager's behaviour. Our approach relies on the basic positive feedback mechanism of recruitment (based on the "dance language") that concentrates the foraging force on a food source. We first trained labelled bees from an observation hive to visit an artificial food source located 100m from the colony. Then we recorded the individual frequency of visit on the food sources and the dynamics of recruitment: the two frames observation hive allowed to measure the probability of dancing and their dynamics along time. Then we developed a mathematical model of the collective foraging behaviour based on coupled differential equations and numeric simulations. Parameters of this model were calibrated from experimental data and from the literature. This model fitted the distribution over time of the number of foragers on food sources, and led to testable predictions. Thus we have stressed out the importance of an optimal dance duration to maximise colony food supply.

---

### **Termites et arbres phylogénétiques : une revue de la phylogénie moderne chez les termites**

**Eggleton P.**

*Termite Research Group, Soil Biodiversity Programme, The Entomology Department, Natural History Museum, London.*

La phylogénie des termites est arrivée à un stade important de développement, après une longue période de désintérêt relatif. Au cours de son exposé, Paul Eggleton présentera une revue de l'état actuel de la phylogénie des termites basée sur les données morphologiques et moléculaires obtenues au cours des dix dernières années. Ce travail a été plus particulièrement entrepris aux Etats Unis, en Australie, au Japon, en France et au Royaume Uni et a finalement permis l'émergence d'un certain consensus sur les relations phylogénétiques, au moins aux niveaux les plus basaux. Ces consensus concernent la position de Mastoterms et des Hodotermitidae à la base de l'arbre termite, la monophylie des Termitidae, la monophylie des Apicotermitinae, des Macrotermitinae et des Nasutitermitinae, et la position basale des Macrotermitinae au sein des Termitidae. Ces vues maintenant largement acceptées ont des conséquences importantes, mais rarement discutées, sur

notre compréhension de l'évolution des traits majeurs de la biologie et de la biogéographie des termites. Paul présentera aussi un arbre phylogénétique provisoire (au niveau des clades majeurs) basé sur les séries de données morphologiques et moléculaires combinées et discutera des étapes nécessaires pour élucider les "zones grises" de l'arbre. Il discutera aussi de la position des termites au sein des Dictyoptères, et spécialement des relations possibles de groupe frère entre *Cryptocercus* et les Isoptères.

### **Termites and trees: a review of modern termite phylogenetics**

Termite phylogenetics has reached an important stage of development, after a long period of relative neglect. In this talk Paul Eggleton will present a review of the present state of termite phylogenetics drawing on both morphological and molecular data that have been collected over the last ten years. This work has been undertaken especially in laboratories in the US, Australia, Japan, France and the UK, and has finally allowed some consensus to emerge regarding relationships, at least at the most basal levels. These consensus include, the position of Mastoterms and the Hodotermitidae at the base of the termite tree, the monophyly of the Termitidae, the monophyly of the Apicotermitinae, Macrotermitinae and Nasutitermitinae, and the basal position of the Macrotermitinae among the Termitidae. These now widely-held views have important (but scantily discussed) consequences for our understanding of the evolution of important biological and biogeographical features of termites. Paul will also present a provisional major clade level tree based on the combined morphological and molecular data sets and discuss the steps necessary to resolve 'grey areas' within the tree. He will also discuss the position of the termites within the Dictyoptera, especially the possible sister group relationship between *Cryptocercus* and the Isoptera.

---

### **Récolte de nourriture, construction et changement d'activité chez les ouvriers de termites**

**Evans T.**

*CSIRO Division of Entomology, Clunies Ross Street, Canberra, ACT, 2601 Australia*

Les ouvriers de termites changent-ils d'activité et à quel degré? Cette question reste sans réponse chez les termites souterrains, en raison des difficultés d'observation. Chez l'espèce à nid épigé, *Nasutitermes exitiosus*, ceci peut s'effectuer au niveau de la récolte de nourriture et de la construction. Les ouvriers-récolteurs ont été récoltés dans des seaux percés remplis de bois et colorés avec du Bleu de Nil (9.000 individus), les ouvriers-constructeurs ont été collectés au niveau de zones de réparation de nids artificiellement endommagés et colorés au Rouge neutre (17.000 individus). Leurs activités ont ensuite été suivies au cours du temps. Le nombre d'ouvriers récoltés s'est accru légèrement (effet saisonnier) et la quantité des "récolteurs" bleus collectés dans les seaux est restée sensiblement constante, en valeur absolue (environ une centaine) ou en proportion du nombre total coloré (environ 1 %). Le nombre des "récolteurs" rouges a augmenté dans les seaux au cours du temps : de zéro, il s'est accru de 2 termites environ par jour jusqu'à environ 100 termites au bout de 6 semaines. Cela représente l'équivalent d'environ  $5 \times 10^{-5}$  % du total coloré par jour jusqu'à un maximum de près de 0,3 %. Ainsi, malgré le doublement du nombre des "constructeurs" colorés, seulement 1/3 a changé d'activité pour devenir "récolteurs". Seulement environ 60 "constructeurs" bleus ont été trouvés en train de réparer le nid, (individus étant passés de l'activité de récolte à celle

de construction) sur plus de 16.000 "constructeurs" (soit 2,7 % du total). Au même moment, environ 80 "récolteurs" bleus ont été récoltés dans les seaux sur un total d'environ 5.000 "récolteurs" (soit 2,7 % du total). Lorsque les nids ont été endommagés une deuxième fois, 170 ouvriers rouges et 23 bleus sont retournés à la construction sur un total de 6.000 autres "constructeurs". Des collectes simultanées de "récolteurs" ont donné 152 "récolteurs" rouges et 69 bleus sur un total 25.000 individus. En proportion des individus marqués à l'origine, ces nombres représentent 0,8 % de "constructeurs" et 0,6 % de "récolteurs" rouges, 0,1 % de "constructeurs" et 0,5 % de "récolteurs" bleus. Ces résultats pourraient indiquer que certains termites changent lentement d'activité, notamment de l'activité de récolte à celle de construction.

### **Foraging, building and task switching in worker termites**

How worker termites chose to switch between tasks and at what rate they do so is unknown in subterranean termites, due to the difficulty in observation. In the mound-building species *Nasutitermes exitiosus* this can be done for two tasks: foraging and building. Foragers were collected from wood-filled drums and marked with Nile Blue (~9,000), and builders were collected from mound repair-sites that had been damaged experimentally and marked with Neutral Red (~17,000), their tasks were followed over time in subsequent drum samples. The numbers of workers collected in drums increased slightly over time (a seasonal effect) and the amount of blue-foragers collected in drums was fairly constant over time, whether expressed as a number (~100) or proportion of the total marked (~1%). Red-foragers in drums increased over time: from zero they increased by about 2 termites per day, until after six weeks about 100 red-builders were found in drums. This was equivalent to  $\sim 5 \times 10^{-5}$ % of the total marked per day until a maximum of ~0.3%. Therefore, despite nearly double the numbers of builders being marked, only one third were switching to foraging. Only ~60 blue-builders were found repairing the mounds (i.e. switch from foraging to building) out of the over 16,000 builders (i.e. 0.7% of total); at this time ~80 blue-foragers were collected in drums out of about 5000 foragers (i.e. 2.7% of total). When two mounds were damaged a second time 170 red- and 23 blue-workers returned to building out of 6,000 other builders; simultaneous collections of foragers found 152 red- and 69 blue-foragers out of 25,000 others. These numbers as proportion of those originally marked were red - builders 0.8%, foragers 0.6%, blue - 0.1% builders, 0.5% foragers. These results might indicate that some termites switch tasks slowly, especially from foraging to building.

---

### **Analyse de la structure des populations naturelles de *Reticulitermes* dans le sud-est des États-Unis par une recherche pluridisciplinaire**

**Forschler B.T.**

*University of Georgia, Athens, GA 30603 USA*

Les théories actuelles sur la structure des populations de termites souterrains sont basées sur des déductions. A partir des données recueillies au niveau des sites d'inspection ou des débris de bois, on est amené à faire des hypothèses pour expliquer les phénomènes qui se produisent entre les sites et les dates de récolte. La nature ponctuelle et temporelle de ces données nécessite qu'un ensemble d'informations soit obtenu en continu en utilisant des techniques de recherches pluridisciplinaires.



Les techniques morphométriques, chimiques, comportementales, génétiques et écologiques (capture-marquage-libération-recapture) peuvent fournir des données qui, combinées, ont plus de pouvoir de résolution pour déterminer les associations sociales fonctionnelles qu'aucune d'entre elles utilisée isolément. Les données obtenues sur des sites naturels dans le Sud-Est des Etats Unis montrent une structure sociale dynamique et opportuniste qui va de pair avec la plasticité de développement présente chez les Rhinotermitidae.

### **Deciphering colony structure of *Reticulitermes* field populations in the Southeastern United States using multi-disciplinary research**

Inference drives current theories on subterranean termite population structure. Data obtained through collecting termites from inspection ports or woody debris requires assumptions to explain events that occur between collection locations and dates. The discrete, temporal nature of these data demands that a time-line of information be obtained using multi-disciplinary research techniques to fully elucidate subterranean termite population structure. Morphometric, chemophenotypic, behavioral, genotypic, and mark-release-recapture techniques can provide data that in combination have more power of resolution in determining functional social associations than any one of the aforementioned techniques used in isolation. Data from field sites in the southeastern United States will be discussed that indicate a dynamic and opportunistic social structure that rivals the developmental plasticity known to exist in the Rhinotermitidae.

---

### **Marqueurs moléculaires chez les termites humivores : caractérisation de microsattellites chez *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae)**

**Harry M.<sup>1</sup>, C. L. Roose<sup>1</sup>, E. Garnier-Zarli<sup>1</sup> & M. Solignac<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire de Biologie des Sols et des eaux, UFR de Science, Université Paris XII, Av. du Général de Gaulle, F- 94010 Créteil cedex*

<sup>2</sup> *Populations, Génétique et Evolution, CNRS, F - 91198 Gif sur Yvette Cedex*

Dans les écosystèmes africains, les termites représentent une part significative de la biomasse du sol. Les termites humivores sont particulièrement abondants dans les forêts tropicales humides et leurs activités modifient fortement les propriétés physiques et chimiques des sols. En Afrique, parmi ces espèces, celles du genre *Cubitermes* ont une importance particulière du fait de leur densité. Les termites sont des insectes sociaux mais peu de travaux ont été consacrés à l'étude de la structure génétique des sociétés et aucun travail de génétique n'a jusqu'à présent été réalisé sur les humivores. De telles investigations en génétique des populations nécessitent des marqueurs appropriés. Aussi, nous avons utilisé les microsattellites, marqueurs hautement polymorphes. Une banque génomique partielle a été réalisée à partir de *Cubitermes* sp. Sept microsattellites ont été isolés et caractérisés. Une étude écologique a été conduite dans la Réserve de La Lopé au Gabon en analysant les colonies et les espèces présentes dans 70 nids construits par *Cubitermes*. Les microsattellites ont été testés sur deux individus (un ouvrier et un soldat) de *Cubitermes* pour chacun des 40 nids où cette espèce était présente. De plus, nous avons examiné la possibilité d'obtenir des produits de PCR de taille appropriée chez sept autres genres de termites humivores trouvées dans les nids actifs ou abandonnés de *Cubitermes*.



## **Molecular markers for soil-feeding termites: isolation of microsatellites in *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae)**

In tropical ecosystems termites represent a significant part of the fauna biomass. Soil feeding termites are particularly frequent in tropical rain forests and their activities strongly modify the chemical and physical properties of soils. In Africa, among these species *Cubitermes* ssp. are of a great importance because of their nest density. Termites are social insects but very few genetical studies have been carried out concerning the structure of society, and none was done on soil-feeders. Such investigations in population genetics require to have appropriate markers. Therefore, we used microsatellites which are known to be highly polymorphic genetic markers. A partial genomic library was constructed from genomic DNA of *Cubitermes aff. subarquatus* and seven microsatellites were isolated and characterized. An ecological study was made in the La Lopé Reserve in Gabon by analysing 70 nests built by *Cubitermes* species by checking the colony structure and the present species. Microsatellites were tested on two individuals (one worker and one soldier) of 40 nests inhabited by *Cubitermes aff. Subarquatus*. Moreover, we examined the ability of primers to amplify appropriate-sized products in seven soil-feeding genus recorded in active or abandoned *Cubitermes* nests.

---

### **États de fourmis**

**Jaisson, P.**

*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris 13,  
93430 Villetaneuse, France.*

La diversification des fourmis offre un éventail unique de stratégies de reproduction. Chacune d'elles a des conséquences directes sur l'ensemble de la structure sociale. A côté des formes à reine(s), le cas standard, existent des modalités plus originales, comme le remplacement de la reine par des ouvrières fécondées appelées encore gamergates. La fécondabilité des ouvrières est liée à la fois à leur « motivation » et à la présence d'une spermathèque fonctionnelle, organe qui normalement dégénère chez les ouvrières de la plupart des fourmis. Chez d'autres, la formule monogyne classique est remplacée par la coexistence d'un nombre plus élevé de reines pouvant atteindre plusieurs dizaines. Il peut arriver enfin que deux formules reproductrices distinctes coexistent au sein d'une même espèce et se mettent en œuvre dans des contextes différents que la société peut rencontrer. A chaque fois, ces systèmes engendrent des équilibres et des comportements sociaux différents, la division du travail pouvant être affectée. La connaissance des systèmes reproducteurs des fourmis est donc indispensable à la compréhension des causes proches des comportements sociaux ainsi que de leur évolution. Dans ce domaine, l'outil moléculaire peut être utilisé avec bénéfice, à côté d'observations et expérimentations éthologiques. Les exemples venant illustrer ces propos sont tirés des travaux récents réalisés au LEEC de Villetaneuse. *Ectatomma tuberculatum*, fourmi socialement avancée parmi les ponérines, possède des reines bien différenciées. Alors que l'espèce fut longtemps considérée comme monogyne, dans certaines populations les reines peuvent s'associer secondairement en constituant des colonies polygynes de plus de 40 reproductrices potentielles plusieurs étant fonctionnelles. L'un des avantages adaptatifs de la polygynie est de produire des descendants en plus grand nombre et plus rapidement, donc d'atteindre le stade reproducteur plus

rapidement à condition que la fécondité individuelle reste équivalente à la monogynie. Enfin, dans une population du Mexique des reines naines (microgynes) coexistent avec les reines normales. Une autre espèce néotropicale de la tribu des Ectatommini, *Gnamptogenys striatula*, présente deux stratégies de reproduction. La plupart des colonies contiennent des reines (une à 60) tandis que d'autres, plus rares, ne sont constituées que d'ouvrières. L'observation des reines montre qu'elles peuvent pondre simultanément et qu'il n'existe pas de comportement agressif entre elles ni de hiérarchie comportementale (dominance), même lorsque toutes ne pondent pas. L'estimation de l'appareil génétique entre reines a montré qu'elles étaient sœurs ou constituaient des groupes de sœurs juxtaposés, certaines étant probablement filles de l'une des reines. 25 et 31 ouvrières respectivement des deux colonies sans reine récoltées se sont avérées fécondées et pondueuses (gamergates). L'observation de colonies artificielles sans reine a montré qu'elles étaient fonctionnellement polygynes, à l'instar des autres. Au laboratoire il est possible d'obtenir des gamergates : deux semaines après la suppression des reines certaines ouvrières entrent en *sexual calling* alors que d'autres ramènent au nid les mâles rencontrés à l'extérieur. Une fois toilettés, ils s'accouplent avec les ouvrières précédemment en appel sexuel. Les futurs gamergates se recrutent surtout parmi les ouvrières mieux pourvues en ovarioles. Enfin, la parthénogenèse thélytoque (production de femelles à partir d'œufs diploïdes non fécondés) se situe à l'extrême de cet éventail de formules. Elle est très dérivée du schéma de base des fourmis et on ne la connaît que chez quatre espèces. Nous étudions l'une d'elles, la cérapachyine *Cerapachys biroi*, dont certaines populations insulaires ont la reproduction assurée par des ouvrières non fécondées, ce qui laisse présumer qu'une société pourrait constituer un ensemble génétiquement monotone. Ce phénomène a des conséquences importantes sur l'organisation sociale, la parthénogenèse n'étant pas créatrice de variabilité. La thélytoque peut toutefois conférer un avantage adaptatif dans les zones de présence de la fourmi. La ponte, largement distribuée parmi les ouvrières, s'effectue à intervalles de 50 jours environ, l'éclosion des jeunes ouvrières se faisant par salves à l'instar des œufs dont elles sont issues. Ce rythme ponctue un cycle où s'alternent phases sédentaires (correspondant à la métamorphose des larves et à la ponte des œufs de la génération suivante) et phases de fourragement (homologues de la phase migratoire des fourmis légionnaires).

### States of ants

The diversity of ants offers a unique array of reproductive strategies. Each of them has direct consequences on the social structure as a whole. Apart from queenright forms, the standard case, more original formulae exist like the replacement of the queen by mated workers (or gamergates). The workers' fecundity depends both on their « motivation » and on the presence of a functional spermatheca, an organ that usually degenerates among workers of most ant species. In other species, the classical monogyny is replaced by the coexistence of a higher number of queens (sometimes several tens). Finally, in a same species it may occur two distinct reproductive formulae, depending on context. These different social systems result in distinct social and behavioural equilibria where division of labour can be affected. As a consequence, the knowledge of the reproductive systems of ants is indispensable to understand the proximate causes of social behaviour as well as their evolution. In this way, molecular biology can be fruitfully used in parallel to observations and experiments on behaviour. The examples brought to illustrate these statements are presently studied in the LEEC, in Villetaneuse University. *Ectatomma tuberculatum*, a socially advanced species among ponerine ants, has well differentiated queens. Despite the species was classically considered monogynous, in some populations queens may actually group secondarily and

constitute polygynous colonies of more than 40 potential reproducers, several of them being functional. One of the adaptive benefits of polygyny is to produce a larger descent more rapidly, so as colonies can reach more fastly the production of reproducers. However, this benefit is only possible if individual fecundity is equivalent to monogyny. More recently, dwarf queens were found coexisting with normal queens in the same colonies of a Mexican population. Another neotropical species belonging to the Ectatommini tribe, *Gnamptogenys striatula*, presents two reproductive strategies. Most of the colonies include queens (one to 60) whereas others, scarcer ones, include only workers. Observing queens reveals that they can oviposit simultaneously and do not display aggressive behaviour to each other. This means that dominance based on behavioural hierarchy is probably absent, even when no all queens lay eggs. The measurement of genetical relatedness between queens showed that they were sisters or constituted associated groups of sisters, some of them being probably daughters of one or few queens. 25 and 31 workers respectively of the only two collected natural queenless colonies were mated and active layers (gamergates). The observation of laboratory queenless colonies showed that they were functionally polygynous, like natural ones. It was easy to obtain gamergates: two weeks after withdrawing queens some workers displayed sexual calling whereas others foraged for males. Once they were actively groomed inside the nest, these males mated those previous sexual callers. It seems that gamergates appear between those workers that have more ovarioles. Finally, thelytoky (production of females from diploid, non-seminated, eggs) stands at the other opposite of this array of states. It is more derived again from the basic scheme of the ants and it is reported in only four species. We study one of them, the cerapachyine *Cerapachys biroi*, where some insular populations have their whole reproduction based only on unmated workers, each society constituting a putative clone or something close to it. This phenomenon has important consequences on the social organisation. The state of thelytoky does not create individual variability; however, it may provide an adaptive advantage in areas where the species is present. The oviposition is largely distributed among workers and takes place at regular intervals of 50 days, approximately. The emergence of new workers takes place at regular intervals reflecting egg laying. This rhythm punctuates a cycle where sedentary phases (corresponding to the larvae metamorphosis and to the oviposition for the next generation) alternate with foraging phases (homologous to the migratory phase of legionary ants).

---

## Les termites économiquement importants des États-Unis

Jones S. C.

*Department of Entomology, 102 Extension Entomology Building, 1991 Kenny Road, The Ohio State University, Columbus, OH 43210-1000*

Aux États-Unis, les termites sont présents dans tous les États, sauf en Alaska. Ils sont beaucoup plus abondants dans les régions chaudes. Les termites souterrains, destructeurs du bois dans les habitations et les constructions associées, sont généralement de première importance au niveau économique. Les termites du bois sec et du bois humide sont nuisibles localement. Deux milliards de dollars sont dépensés annuellement aux États-Unis pour lutter contre les termites souterrains. Les espèces natives de *Reticulitermes* sont les termites nuisibles pour les constructions les plus répandus. Elles comprennent *R. flavipes* (Kollar) (le termite souterrain de l'Est) qui prédomine dans la moitié Est des États-Unis, *R. tibialis* Banks (le termite souterrain des zones arides), le termite le plus commun

des États de l'Ouest intérieur, et *R. hesperus* Banks (le termite souterrain de l'Ouest) qui est commun dans les États côtiers du Pacifique. Un autre Rhinotermitidae natif responsable de dommages considérables dans les régions arides du Sud-Ouest des États-Unis est *Heterotermes aureus* (Snyder) (le termite souterrain du désert). Une espèce introduite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (le termite souterrain de Formose) est devenu une peste sérieuse pour les constructions aux États-Unis. Sur le continent, cette espèce a été récoltée à partir de 1957 à Charleston, en Caroline du Sud. Le termite souterrain de Formose a maintenant une distribution discontinue le long de la côte Atlantique de la Caroline du Nord vers le Sud et dans les États côtiers du Golfe. En 1992, une infestation a été décelée près de San Diego en Californie. Ce termite est connu à Hawaï depuis 1896. Le termite souterrain de Formose peut causer des dommages importants en peu de temps. Il endommage également les matériaux non cellulodiques lors de ses déplacements à la recherche de nourriture et d'eau. Sa propension à construire des nids au dessus du sol complique les méthodes de lutte. Les termites souterrains font des dégâts occasionnels aux arbres vivants. Aux États-Unis, les termites n'ont généralement pas d'incidence économique importante au niveau des cultures. Cependant, *Gnathamitermes* spp consomme du matériel végétal fin et sec et peut causer des dégâts à l'herbe dans les régions arides du Sud-Ouest. Les termites du bois sec (Kalotermitidae) peuvent être des pestes localement, le plus souvent dans les zones côtières du Sud et du Sud-Est des États-Unis, et dans le Sud-Ouest aride. Cependant, ils peuvent être occasionnellement véhiculés dans d'autres régions des États-Unis, surtout avec les bois de charpente. Les espèces nuisibles natives économiquement importantes sont *Incisitermes snyderi* (Light) (le termite de bois sec du Sud-Est) qui est trouvé dans les régions côtières et intérieures depuis la Caroline du Nord au Texas, *Incisitermes minor* (Hagen) (le termite de bois sec de l'Ouest) qui se trouve dans certaines régions de Californie et d'Arizona, *Marginitermes hubbardi* (Banks) (le termite de bois sec du désert) qu'on trouve dans le désert de Sonora. Une espèce introduite, *Cryptotermes brevis* (Walker) (le termite de l'Ouest Indien) est commune dans tout Hawaï, la Floride et quelques villes côtières du Sud-Est. Les termites de bois humide (*Zootermopsis* spp.) attaquent les poutres de construction, particulièrement le bois humide, dans toute la côte Pacifique. Dans certaines localités, il y a plus de maisons attaquées par *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) que par les espèces souterraines.

### **Economically important termites in the United States**

In the United States, termites are found in portions of all states, except Alaska. They are much more abundant in warm regions. Subterranean termites generally are of primary economic importance as wood-destroying organisms in buildings and associated structures. Drywood termites and dampwood termites are regional pests. An estimated \$2 billion is spent annually for subterranean termite control in the United States. *Reticulitermes* spp. are native termites that are the most widespread structural pests. These include *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (eastern subterranean termite), which is prevalent in the eastern half of the United States; *Reticulitermes tibialis* Banks (arid land subterranean termite), the most common termite in the interior western states; and *Reticulitermes hesperus* Banks (western subterranean termite), which is common in the Pacific Coast states. Another native rhinotermitid that causes significant damage to wooden structures in arid regions of the southwestern United States is *Heterotermes aureus* (Snyder) (desert subterranean termite). An introduced species, *Coptotermes formosanus* Shiraki (the Formosan subterranean termite) has become a serious structural pest in the United States. On the mainland, collections of this species date from 1957 at Charleston, South Carolina. The Formosan subterranean termite now has a disjunct distribution along the Atlantic Coast southward from North Carolina and throughout the Gulf

Coast states. In 1992, an infestation also was detected near San Diego, California. This termite has been reported from Hawaii since 1896. The Formosan subterranean termite can cause major structural damage in a short time. It also damages non-cellulose materials while searching for food and water. Its propensity to construct aboveground nests complicates control measures. Subterranean termites occasionally damage living trees. In the United States, termites generally are not important agricultural or crop pests. However, *Gnathamitermes* spp. readily consume fine, dry plant material and can damage range grasses in arid southwestern regions. Drywood termites (Kalotermitidae) tend to be regional pests, occurring most commonly in coastal areas of the southern and southeastern United States and in the arid Southwest. However, they are occasionally transported to other parts of the United States, primarily via structural lumber. Important native pest species include *Incisitermes snyderi* (Light) (southeastern drywood termite), which is found in coastal and some inland locations from North Carolina to Texas; *Incisitermes minor* (Hagen) (western drywood termite), which occurs in parts of California and Arizona; and *Marginitermes hubbardi* (Banks) (desert drywood termite), which is found in the Sonoran Desert. An introduced species, *Cryptotermes brevis* (Walker) (West Indian powderpost drywood termite) is common throughout Hawaii, Florida, and some coastal cities in the Southeast. Dampwood termites (*Zootermopsis* spp.) attack structural timbers, particularly moist wood, throughout the Pacific Coast. In some localities, more buildings are infested by *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) than by subterranean species.

---

## **Polygynie dans les sociétés de termites : co-opération reproductive ou conflit ?**

**Kaib M.**

*Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth, 95440 Bayreuth, Germany*

La règle d'Hamilton est le paradigme central pour expliquer l'évolution et le maintien de l'eusocialité. L'altruisme est favorisé quand le degré de parentèle entre l'altruiste et le bénéficiaire est plus élevé que le rapport coûts sur bénéfices. Chez les insectes sociaux, le degré de parentèle est réduit dans les sociétés polygynes, comparé aux sociétés monogynes. Les concepts de sociobiologie prédisent en conséquence un conflit de reproduction entre les reines et ceci a été fréquemment démontré chez les Hyménoptères haplo-diploïdes. Deux scénarios différents sont connus pour la formation des colonies polygynes : (1) Après l'essaimage, plusieurs femelles fondent ensemble une colonie (reproducteurs primaires adultoides). La parentèle de telles reines est inconnue et des conflits sont suspectés se produire, spécialement quand les reproducteurs ne sont pas apparentés. (2) Des femelles sont ré-adoptées dans leur colonie mère (principalement des reproducteurs secondaires nymphoïdes) et sont apparentées en raison de la consanguinité. Chez les termites diplo-diploïdes, la polygynie est commune et on peut s'attendre en conséquence à une parenté intracoloniaire faible. Cependant, on ne dispose que de très peu d'informations tant sur la parentèle des sexués que sur le succès reproducteur des reines dans les colonies polygynes. Nous avons donc analysé la parenté intracoloniaire dans les 2 taxa de termites *Schedorhinotermes* (Rhinotermitidae) et *Macrotermes* (Termitidae) en utilisant la technique de l'empreinte génétique ADN et les microsatellites. Chez *S. lamanianus*, les nouvelles colonies sont fondées par un couple de sexués non apparentés (colonies monogynes) qui sont remplacés après leur mort par des reproducteurs secondaires (colonies polygynes). Nous avons des informations sur une seule génération de reproducteurs de remplacement. Dans les colonies polygynes, les sexués sont tous frère-sœur à part entière. Par

conséquent, la consanguinité est très limitée et ne génère ni un fort degré de parentèle intracoloniaire ni de l'homozygotie, qui pourraient conduire à des niveaux élevés de parenté entre les descendants de sexués, même non apparentés. Néanmoins, toutes les reines sont fonctionnelles. Chez *M. michaelseni*, 20% environ des colonies sont polygynes. Comme les sexués des colonies polygynes sont toujours des imagos desailés non apparentés, la polygynie est primaire et le résultat d'une pléométrie. Dans ces colonies, toutes les reines pondent. Le taux de ponte est corrélé au poids des reines mais est diminué par la mutilation des reines (antennes, pattes). Comme la plupart des reines dans les associations polygynes sont plus ou moins mutilées, elles pondent moins d'œufs que les reines de même poids des colonies monogynes qui sont indemnes. Typiquement, les reines des colonies polygynes sont sensiblement de même poids. Dans de tels cas, le nombre des descendants de chaque reine est corrélé à son poids. Mais, dans certaines colonies, le poids des reines diffère considérablement, on observe alors un biais en faveur de la plus petite reine, supposée plus jeune, qui présente moins de mutilation. Dans les colonies de termites polygynes, les reines co-existent. Ceci augmente le taux de reproduction d'une colonie. Mais, comme cela est évident chez *M. michaelseni*, la co-existence peut ne pas être totalement pacifique chez les reines non apparentées.

### **Polygyny in termite colonies: reproductive co-operation or conflict ?**

Hamilton's rule is the central paradigm to explain the evolution and maintenance of eusociality. Altruism may evolve when the relatedness between altruist and benefactor is higher than the ratio of costs to benefits. Compared with monogynous colonies in social insects, in polygynous colonies relatedness is reduced. Thus, social biology concepts predict a reproductive conflict between queens, as frequently demonstrated in haplo-diploid Hymenoptera. Two different scenarios for the formation of polygynous colonies are known: (1) After swarming several females co-found a colony (adultoid primary reproductives). The relatedness of such queens is unknown and conflicts are expected to occur, especially when reproductives are unrelated. (2) Females are re-adopted into their mother colony (mostly nymphoid secondary reproductives) and are related due to inbreeding. In the diplo-diploid termites, polygyny is common and thus intracoloniaire relatedness is expected to be low. However, there is only very limited information on the relatedness of sexuals as well as on the reproductive success of queens in polygynous termite colonies. Therefore, we investigated intracoloniaire relatedness in the two termite taxa *Schedorhinotermes* (Rhinotermitidae) and *Macrotermes* (Termitidae) by using multilocus DNA fingerprinting and microsatellites. In *S. lamanianus* new colonies are founded by one pair of unrelated sexuals (monogynous colonies) which after their death are replaced by secondary reproductives (polygynous colonies). We could document only one generation of replacement reproductives. Thus, in polygynous colonies, sexuals are full-sibs. Inbreeding is therefore very limited and does generate neither a high level of intracoloniaire relatedness nor homozygosity, which could lead to elevated levels of relatedness between the offspring of even unrelated sexuals. Nevertheless, all queens are functional. In *M. michaelseni* about 20% of the colonies are polygynous. As sexuals in polygynous colonies are always dealates and are unrelated, polygyny is primary and the result of pleometrosis. In these colonies all queens lay eggs. The egg-laying rate correlates with queens' weight, but is reduced by the mutilation of the queens (antennae, legs). As most queens in polygynous associations are more or less mutilated, they lay less eggs than queens of the same weight in monogynous colonies, which are not injured. Queens in polygynous colonies typically are approximately equal in weight. In such cases the ratio of the number of offspring of each queen is equal to the ratio of their weights. However, in some colonies, where queen weights differ considerably, we find a reproductive skew towards the smaller queen,

which we assume to be younger and which shows little mutilation. In polygynous termite colonies, queens co-exist. This increases the overall reproduction rate in a colony. However, as evidenced in *M. michaelseni*, among unrelated queens the co-existence may not be peaceful.

---

### **Attraction et capacité de discrimination de la toile chez une araignée sub-sociale, *Coelotes terrestris***

**Kaminski G.<sup>1</sup>, A.-G. Bagnères<sup>2</sup> & M. Trabalon<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, Université Henri Poincaré, 54506 Vandoeuvre-les-Nancy*

<sup>2</sup> *Laboratoire de Neurobiologie, CNRS UPR 9024, 31 chemin Joseph-Aiguier, 13402 Marseille*

Chez les araignées à toile, la structure soyeuse est le support essentiel de la communication intra-spécifique, de nature chimique et vibratoire. Selon une hypothèse actuelle, la toile semble également jouer un rôle dans les processus de cohésion sociale. Le modèle biologique choisi pour étudier cette hypothèse, *Coelotes terrestris* (Araneae, Agelenidae) a l'avantage d'être une espèce sub-sociale, dont les individus présentent successivement des périodes de vie sociale et solitaire. Afin de savoir si les interactions toile / individus évoluent entre la phase sociale et la phase solitaire, nous avons effectué une étude éthologique et chimique. L'étude éthologique réalisée selon un paradigme du labyrinthe en T, montre que seuls les individus en période de vie sociale (jeunes et adultes), (i) manifestent une attraction particulière pour leur toile et (ii) discriminent une toile familière d'une toile étrangère. De plus, il existe une plasticité comportementale des individus solitaires face à des toiles construites par des individus sociaux. L'étude chimique des toiles individuelles a permis d'isoler 48 substances chimiques. Ces produits lipidiques varient de façon quantitative et qualitative en fonction de l'état physiologique de l'araignée qui l'a construite.

### **Web attraction and web discrimination in a sub-social spider, *Coelotes terrestris***

Among web-building spiders, a current hypothesis states that silky structure is involved in intra-specific communication, and could play a major role in regulating social relationships. To test this hypothesis, we studied a sub-social spider species, *Coelotes terrestris* (Agelenidae, Araneae). During their life, individuals of this species successively experience a social period (young stages, from hatching to dispersal), and a solitary period (post-dispersal young to adult stage). We conducted two complementary studies through an ethological and a chemical approaches. Through this biological model, we expected the link between an individual and its web to evolve depending on its social or solitary period. During a choice test (with a T-maze), we showed that only social individuals (i) were predominantly attracted by their own web (vs no web) and (ii) were able to discriminate familiar from unfamiliar webs. This ability implies that the web itself bears relevant cues about the state of its owner. Chromatographic analyses of individual webs revealed the presence of 48 different compounds. Quantitative as well as qualitative changes in chemical profiles were shown to be strongly correlated to the physiological state of spiders.

---

## Le comportement social chez *Macrotermes*

Leuthold R.H.

*Abteilung Neurobiologie, Univ. Bern, Erlachstrasse 9a, CH- 3012 Bern*

Les deux espèces de *Macrotermes*, *M. subhyalinus* et *M. bellicosus*, sympatriques en Côte d'Ivoire, montrent une nette division du travail au niveau des ouvriers en fonction de l'âge : les jeunes ouvriers sont chargés des activités à l'intérieur du nid, les plus vieux des activités extérieures. Il existe aussi un polyéthisme de caste chez les deux espèces entre les petits ouvriers de sexe femelle et les grands ouvriers de sexe mâle (8). La division du travail à l'intérieur du nid a été partiellement clarifiée, uniquement chez *M. bellicosus* où les grands ouvriers sont majoritairement impliqués dans l'élevage des meules à champignon, les petits ouvriers dans l'alimentation des larves, le transport des œufs, et les deux castes d'ouvriers dans l'alimentation de la reine (2,4). Pour les activités extérieures, il existe une très nette différence entre les 2 espèces. Chez *M. subhyalinus*, toutes ces activités sont exécutées en majorité par les grands ouvriers. Chez *M. bellicosus* en revanche, le polyéthisme de caste est très spécialisé : l'exploration et toutes les activités de construction sont réalisées par les petits ouvriers, les grands ouvriers sont entièrement spécialisés dans le prélèvement de la nourriture ; les 2 castes sont impliquées dans le transport de la nourriture (5,6). Chez les 2 espèces, une variation diurne de l'activité dans les galeries souterraines se superpose à une activité de base permanente. Chez *M. bellicosus*, cette variation cyclique est plus prononcée mais uniquement au niveau des grands ouvriers. Cela montre que l'activité de récolte de nourriture est cyclique contrairement à celle d'exploration et de construction des petits ouvriers (5,7). La communication sociale a été étudiée au laboratoire au moyen d'un réseau de galeries artificiel. Les tests réalisés chez *M. subhyalinus* ont abouti à des résultats inattendus montrant que les ouvriers impliqués dans l'exploration du territoire préfèrent des pistes exploratoires tandis que les ouvriers en situation de récolte de nourriture choisissent les pistes de récolte. Nous postulons que le choix de l'ouvrier dépend de son état physiologique de motivation et de l'information qualitative présente sur les pistes. Nous supposons que l'incitation à la récolte est induite par des contacts directs avec les individus ayant trouvé de la nourriture (1). Chez *M. bellicosus*, les grands ouvriers recrutent d'autres individus de leur propre caste vers les sites de récolte. La recherche de composés attractifs spécifiques a abouti à un résultat surprenant : une piste tracée uniquement par des petits ouvriers est plus attractive même pour des grands ouvriers qu'une piste établie par une colonne de récolte composée des différentes castes d'ouvriers. Nous supposons l'existence de facteurs inhibiteurs dans la piste marquée par les grands ouvriers et discutons d'un éventuel mécanisme de régulation de l'activité spatiale lors du recrutement (3).

1. Affolter, J. and R.H. Leuthold, 2000. Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera: Termitidae). *Ins. Soc.* in print
2. Badertscher, S., C. Gerber and R.H. Leuthold, 1983. Polyethism in food supply and processing in the termite colonies of *Macrotermes subhyalinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 115-119.
3. Gessner, S., 1998. Caste-Specificity of pheromone trails in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Thèse, Université de Berne*.
4. Hinze, B. and R.H. Leuthold, 1999. Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc.* 46, 392-397.
5. Kettler, R., 1995. Aktivität im Nestumfeld und territoriale Konkurrenz beider *Termiten*



*Macrotermes subhyalinus* und *Macrotermes bellicosus*. Thèse, Université de Berne.

6. Lys, J.A. and R.H. Leuthold, 1991. Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus* (Smeathman): Observation of behaviour during food acquisition. *Ins. Soc.* 38, 161-170.

7. Schilliger, E., 1990. The activities in the extranidal environment in the termite *Macrotermes bellicosus*. Thèse, Université de Berne.

8. Traniello, J.F.A. and R.H. Leuthold, 2000. Behavior and ecology of foraging in termites. In: Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology (T. Abe, D.E. Bignell, M. Higashi Eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

### **Collective behaviour in *Macrotermes*, a review**

The two ecologically overlapping *Macrotermes* species in the Côte d'Ivoire, *M. subhyalinus* and *M. bellicosus* were studied. Both species reveal a clear division of labour of the workers according to their age: young workers are entrusted with nest internal tasks, older ones with extranidal activities. Also caste-polyethism exists in both species between minor workers (genetic females) and major workers (genetic males) (8). The mode of task sharing between the castes for nest-internal activities is partially clarified just for *M. bellicosus* where major workers are predominantly involved in the care of fungus comb, the minor workers in feeding the larvae and transporting the eggs from the queen, and both minor and major workers in feeding the queen (2,4). For extranidal activities a striking difference was found between the two species: In *M. subhyalinus* all these activities were performed dominantly by major workers. In *M. bellicosus*, however, caste polyethism is higher differentiated: exploration and all type of soil construction is performed by minor workers, the major workers are exclusively specialists for gnawing off the food. Both castes are involved in food transport (5,6). Streams of termites circulate in underground galleries between nest and surroundings throughout the day. In both species diurnal variation was found superimposed on a constant level of basic activity. Cyclic variation in *M. bellicosus* was more pronounced but was observed only in the major worker caste. This means that the foraging intensity is cyclic, but not so the minor worker's activities consisting in exploration and building (5,7). Social communication was investigated along a gallery system in the lab. If after a period of exploration on a bifurcated gallery the end of one branch was supplied with food, an increase of running frequency toward the food initiated by recruitment was observed as a rule in both species. Analysis of exploration- and foraging trails in *M. subhyalinus* led to the unexpected result that workers involved in exploration preferred an exploratory trail and workers from a foraging situation a foraging trail when both type of trails were presented simultaneously for choice in a parallel testing arrangement. We postulate qualitative information existing on trails which is answered selectively according to the motivational status of the recipient worker (1). We assume motivation to foraging being formed by individual contact with food-finders. Whereas in *M. subhyalinus* both explorers and foragers are major workers, in *M. bellicosus* exploration parties are composed mainly of minor workers. In the latter major workers are recruited only after one of the sparse major workers had experienced the food and returned. We therefore had expected trails originated from rewarded major workers being especially attractive to their own caste. When trails established by explorers versus foragers were tested the forager's trail was given priority by major workers whereas minors had no preference. Good so, but when foraging trails experimentally established by only minor workers were tested versus trails established by mixed castes the testing workers (major and minor foragers) definitely chose the trail laid by only minors. This is contradictory to our hypothesis. We try to give an explanation by assuming an inhibitory effect

of trails laid by major workers and discuss a possible mechanism of spatial activity control during recruitment (3). The question of information transmitted by pheromone trails in the context of social integrative behaviour remains an open and attractive field for research.

---

### **Contraintes écologiques à la dispersion chez la fourmi polygyne *Formica exsecta***

**Liautard C. & L. Keller**

*Institut d'Ecologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Switzerland*

De même que chez les mammifères et les oiseaux, il a été suggéré que les contraintes écologiques à la dispersion pouvaient avoir un rôle important dans l'évolution de la socialité et des colonies polygynes (avec plusieurs reines) chez les insectes sociaux. Le but de cette étude a été de quantifier le taux de dispersion intra- et inter-populations des reines de populations polygynes chez la fourmi des bois *Formica exsecta*. Chez cette espèce, une reine a deux options pour se disperser, soit elle parasite une colonie d'une fourmi du genre *Serviformica*, soit elle tente de se faire accepter dans un nid existant de sa propre espèce. Pour estimer le taux de dispersion des reines, nous avons analysé la distribution de marqueurs de l'ADN mitochondrial chez 401 ouvrières dans neuf populations sur un transect de six kilomètres. Six haplotypes différents ont été trouvés. Et une AMOVA montre que les populations sont très différenciées les unes des autres ( $st = 0.7$ ,  $p < 0.001$ ). Au sein des populations polymorphes, une forte différenciation entre nids a aussi été trouvée (jusqu'à  $st = 0.69$ ,  $p < 0.001$ ). Ces données montrent donc que le taux de dispersion des reines est très faible, et que donc les contraintes écologiques à la dispersion peuvent être des pressions de sélection fortes sur l'organisation sociale des colonies d'insectes.

### **Ecological constraints on dispersal in the polygynous ant *Formica exsecta***

It has been shown for some mammals and birds that ecological constraint against dispersal is a key factor promoting the evolution of social behavior. Similarly, it has been suggested that low dispersal success of young queens might be one important factor allowing the evolution of sociality and multiple-queen colonies (polygyny) in social insects. The aim of this study was to quantify female dispersal between and within polygynous populations of the ant *Formica exsecta*. In this species queens have to either parasitize the nest of another *Formica* species or to infiltrate an established colony of their own species to become reproductives. To estimate female dispersal rate, we determined the distribution of mtDNA RFLP markers of 401 workers in nine populations on a 6 km transect. We found five different haplotypes and an AMOVA showed an extremely high differentiation among populations ( $st = 0.7$ ,  $p < 0.001$ ). A detailed analysis of the three populations containing more than one haplotype also showed strong isolation by distance between nests (up to  $st = 0.69$ ,  $p < 0.001$ ). These data demonstrate that gene flow by females between populations and also between nests of the same population is extremely limited, hence suggesting that ecological constraints on dispersal is indeed an important selective force shaping the social organization of insect colonies.

---

## **Morphogenèse et expression génétique au cours de la différenciation de la caste soldat chez les termites**

**Miura T.**

*Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Tokyo 153-8902, Japan*

Presque toutes les espèces de termites possèdent une caste soldat qui est supposée être apparue une seule fois dans tout le clade des termites et l'ancêtre des Isoptères possédait déjà des soldats. Il doit donc y avoir des mécanismes généraux de la différenciation des soldats chez les Isoptères. Dans un premier temps, afin de révéler ces mécanismes, la morphogénèse des soldats a été étudiée et l'expression de gènes spécifiques de la caste soldat a été mise en évidence. Depuis, de nouveaux résultats ont été obtenus sur *Hospitalitermes medioflavus* (Termitidae) et *Hodotermopsis japonica* (Termopsidae). Les soldats du termite nasuti *H. medioflavus* présentent une extension frontale de la tête, le nasus, par lequel sont émises les sécrétions défensives. Au cours de la différenciation des castes, la morphogénèse la plus importante se produit au cours de la mue du petit ouvrier mâle en soldat blanc (présoldat). L'examen de l'épithélium du nasus présomptif chez les petits ouvriers montre que le nasus se développe rapidement juste avant la mue des soldats blancs. Cette croissance rapide concerne 2 couches plissées de cuticule et d'épithélium, appelées le "disque du nasus de soldat" et qui ressemble aux disques imaginaux des insectes holométaboles. Pour identifier les gènes spécifiquement exprimés dans la caste soldat du termite de bois humide *H. japonica*, nous avons comparé les ARNm des têtes de soldats et de pseudergates en utilisant tout d'abord le "différentiel display" et la RT-PCR. Nous avons ainsi identifié un clone appelé *SOL1* qui s'exprime spécifiquement chez les soldats différenciés. On suggère que le produit du gène code pour une protéine nouvelle avec un peptide signal hypothétique N-terminal. L'hybridation in situ montre que ce gène s'exprime spécifiquement dans les glandes mandibulaires et les observations histologiques révèlent que ces glandes se développent effectivement au cours de la différenciation du soldat.

### **Morphogenesis and gene expression in the caste differentiation in termites soldiers**

Almost all of the termite species possess soldier caste, which is believed to have evolved only once in the whole termite clade, and the ancestor of Isoptera already had soldiers. Therefore, there must be some ubiquitous mechanisms of soldier differentiation throughout isopteran species. For the first step to reveal the mechanisms, observations during the soldier morphogenesis and identification of soldier caste-specific gene expression were carried out. So far, some novel results were obtained from our study in *Hospitalitermes medioflavus* (Termitidae) and *Hodotermopsis japonica* (Termopsidae). The nasute termite *H. medioflavus* have a soldier caste that possesses a frontal projection (nasus) on the head, from which defensive substances are secreted. In the course of caste differentiation, the most dynamic morphogenesis occurs in the stage of moulting from male minor worker to presoldier. The presumptive nasus epithelium in minor workers was examined, so that the nasus develops rapidly just prior to the moulting to presoldiers. The rapid growth is associated with two folding layers of cuticle and epithelium, which is termed soldier-nasus disc and resembles the imaginal discs found in holometabolous insects. To identify genes specifically expressed in the soldier caste of the damp-wood termite *Hodotermopsis japonica*, we first employed the differential display using RT-PCR, comparing mRNA from the heads of mature soldier and pseudergates, and identified a clone termed *SOL1*, which is expressed specifically in terminally differentiated mature soldiers. The

product of the gene was suggested to encode a novel protein with a putative signal peptide at the N-terminus. *In situ* hybridization analysis showed that this gene is expressed specifically in the mandibular glands. Histological observations revealed that the gland actually develops during the differentiation into the soldier caste.

---

### **Glande de Dufour et immobilisation chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps***

**Monnin T. & F. L. W. Ratnieks**

*Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, S10 2TN, UK*

Toutes les ouvrières peuvent potentiellement se reproduire chez les fourmis sans reine, mais une seule le fait chez *Dinoponera quadriceps*. Pour pouvoir se reproduire une ouvrière doit d'abord remplacer la gamergate (l'ouvrière reproductrice), mais les autres ouvrières sont opposées à ce remplacement car elles sont plus apparentées à la descendance de la gamergate (moyenne des sœurs et frères = 0,5) qu'à celle d'une sœur (nièces et neveux = 0,375). Les ouvrières subordonnées empêchent donc le remplacement de la gamergate en immobilisant (*worker policing*) les ouvrières qui la challengent. Les immobilisations consistent en une à six ouvrières mordant les appendices de la challenger pendant des heures, voir même plusieurs jours quand les ouvrières se remplacent (Monnin & Peeters 1999). Le comportement de la gamergate suggère qu'elle peut déclencher l'immobilisation en badigeonnant la challenger avec son aiguillon (Monnin & Peeters 1999). Des analyses chimiques (GC/MS) montrent que la glande de Dufour de la gamergate contient des produits chimiques différents de celles des ouvrières. De plus, l'application d'extraits de glande de Dufour montre que les ouvrières traitées avec un extrait de gamergate sont immobilisées plus longtemps que les ouvrières traitées avec un extrait d'ouvrières. Ceci supporte l'hypothèse que la gamergate produit une phéromone déclenchant l'immobilisation.

### **Dufour's gland and worker policing in the queenless ant *Dinoponera quadriceps***

All workers can potentially reproduce in queenless ants, but only one actually does in *Dinoponera quadriceps*. In order to reproduce a worker has to replace the gamergate (reproductive worker), but other workers are opposed to such replacement because they are more related to the gamergate's offspring (average of sisters and brothers = 0.5) than to a sister's offspring (nieces and nephews = 0.375). Subordinate workers prevent gamergate replacement by policing workers that challenge the gamergate. Worker policing consists of one to six workers biting and holding the appendages of the challenging worker for hours, or even days when policing workers take turns (Monnin & Peeters 1999). Behavioural evidence suggests that the gamergate can trigger worker policing by smearing the challenging worker with her sting (Monnin & Peeters 1999). Chemical analyses (GC/MS) show that the Dufour's gland of the gamergate contents different chemicals than those of workers. Furthermore, Dufour's gland extract application shows that workers treated with gamergate extract are policed longer than workers treated with worker extract. This supports the hypothesis that the gamergate produces a releasing pheromone that triggers worker policing.

Monnin, T. and C. Peeters, 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology* 10:323-332

---

## **L'origine des symbiotes microbiens chez les termites : Grassé et Noirot (1959) ré-examiné**

**Nalepa C. A.**

*Entomology Department, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695 USA*

Le Professeur Charles Noirot a eu une influence capitale pour la compréhension de la nutrition chez les termites. Ses contributions portent sur l'anatomie digestive, les relations trophiques, l'évolution des régimes alimentaires, la nature et l'origine évolutive des symbioses nutritionnelles. Sur ce dernier point, un article fécond écrit avec Pierre Paul Grassé en 1959 (L'évolution de la symbiose chez les Isoptères, *Experientia* 15 : 365-372) mis en exergue que 2 taxons de Dictyoptères montrent une double symbiose remarquable avec des microorganismes. La blatte xylophage *Cryptocercus* et le termite australien tropical *Mastotermes* possèdent chacun des protozoaires Flagellés Hypermastigides et Oxymonadides dans l'intestin postérieur et des bactéries intracellulaires dans des cellules spécialisées du tissu adipeux (bactériocyte). Ces auteurs proposèrent ainsi que l'ancêtre commun aux termites et aux blattes présentait une double symbiose semblable, avec disparition secondaire des protozoaires de l'intestin postérieur chez toutes les blattes sauf *Cryptocercus* et disparition secondaire des endosymbiotes du corps gras chez tous les termites, *Mastotermes* excepté. De nombreuses recherches ont été menées sur ces symbiotes depuis la publication de l'article de Grassé et Noirot. Des analyses moléculaires et ultrastructurales récentes confirment l'idée que les bactéries du tissu adipeux de *Mastotermes* ont été héritées d'un ancêtre commun aux blattes et aux termites. L'origine des protozoaires de l'intestin postérieur de *Cryptocercus* est moins claire. Au moins deux études morphologiques et moléculaires récentes supportent l'hypothèse que *Cryptocercus* est le groupe frère des termites. S'il en est ainsi, les protozoaires Flagellés Hypermastigides et Oxymonadides peuvent trouver leur origine 1) chez l'ancêtre des Dictyoptères, avec des disparitions secondaires chez les Mantidae, les termites supérieurs et toutes les blattes sauf *Cryptocercus*, 2) chez l'ancêtre des blattes et des termites, avec une disparition secondaire chez les termites supérieurs et toutes les blattes sauf *Cryptocercus*, 3) chez l'ancêtre de *Cryptocercus* et des termites, avec disparition secondaire chez les termites supérieurs. A l'heure actuelle, toutes ces hypothèses sont valables. Les disparitions sont communes dans les systèmes symbiotiques au cours de l'évolution et les études montrent que les Flagellés Hypermastigides et Oxymonadides ne sont qu'un des éléments du complexe microbien présent chez les blattes et les termites, complexe évolutif mal compris et lié au régime alimentaire.

### **The origin of microbial symbionts in termites: Grassé and Noirot (1959) re-examined**

Prof. Charles Noirot has had a significant impact on our understanding of termite nutritional biology. His contributions include detailed studies of digestive anatomy, experiments on trophic relationships, explorations of the evolutionary trajectory of dietary regimes, and analysis of the nature and evolutionary origins of nutritional symbioses. A seminal paper on the latter subject, written with Pierre Paul Grassé in 1959. (L'évolution de la symbiose chez les Isoptères, *Experientia* 15: 365-372) noted that two taxa within the Dictyoptera exhibit a unique dual symbiotic relationship with microorganisms. The wood-feeding cockroach *Cryptocercus* and the tropical Australian termite *Mastotermes* each harbor hypermastigid and oxymonadid protozoan flagellates in the hindgut, and intracellular bacteria in specialized cells of the fat body. These authors thus proposed that the

ancestor common to termites and cockroaches had a similar dual symbiosis, with a secondary loss of the hindgut protozoans in all cockroaches other than *Cryptocercus*, and a secondary loss of fat body endosymbionts in all termites but *Mastotermes*. Substantial research has been conducted on these symbionts since the publication of Grassé and Noirot's paper. Recent molecular analyses and ultrastructural studies support the contention that the fat body bacteria in *Mastotermes* were inherited from an ancestor common to cockroaches and termites. The origin of hindgut protozoans in *Cryptocercus* is less clear cut. At least two recent morphological and molecular studies support the hypothesis that *Cryptocercus* is the sister group of termites. If so, hypermastigid and oxymonadid protozoan flagellates may have originated: 1) in the ancestor of Dictyoptera, with subsequent losses in mantids, higher termites and all cockroaches but *Cryptocercus*, 2) in the ancestor of cockroaches and termites, with a subsequent loss in higher termites and all cockroaches but *Cryptocercus*, or 3) in the ancestor of *Cryptocercus* and termites, with a subsequent loss in higher termites. At present, each of these is a viable hypothesis. Losses are common in symbiotic systems, and studies indicate that hypermastigid and oxymonadid flagellates are just one component of a complex, poorly understood, evolutionarily dynamic, diet-driven microbial complex in cockroaches and termites.

---

### **Peut-on établir une corrélation entre l'évolution moléculaire d'un gène du développement et la diversité morphologique des fourmis ?**

**Niculita H. & E. Petrochilo**

*Département Développement et Évolution, CGM, 91198 Gif sur Yvette, France*

Contrairement aux autres familles d'Insectes, la famille des Formicidae présente une grande diversité dans la morphologie des segments abdominaux antérieurs. Cette diversité semble provenir d'une divergence précoce du programme de développement de ces segments. Ce programme est régi dans toutes les familles d'Insectes par un gène maître : le gène homéotique abdominal A. L'étude comparée de ce gène dans les différentes sous-familles de fourmis nous permet de reconstituer l'histoire de l'apparition des différences morphologiques au cours de l'évolution.

### **The morphological diversity of ants: a consequence of molecular evolution of a developmental gene?**

Among insects' families, the Formicidae family varies considerably by the morphology of anterior abdominal segments. Early changes in the genetic program of development of these segments might well have been important for the evolution of these differences. With this point in mind, we choose to study the insect master gene of this developmental program: the homeotic gene abdominal A. In order to understand the role of abdominal A function in the diversity of abdominal morphology in ants, we have characterised the locus in several ant subfamilies.

---

### **Tube digestif et phylogénie des Termitidae**

**Noirot, Ch.**

*Université de Bourgogne, Zoologie. 6 Bd Gabriel, Dijon, F.21000*

La morphologie du tube digestif est de plus en plus utilisée en systématique des termites et peut éclairer aussi leur phylogénie. Après les termites "inférieurs" (Noirot, 1995) j'ai étudié les "termites supérieurs" (famille des Termitidae) chez lesquels la perte des Flagellés symbiotiques a permis une diversification considérable de ce tube digestif comme du régime alimentaire. D'après l'étude comparative de 180 espèces, les 121 genres examinés se répartissent en 12 groupes supposés monophylétiques, avec une incertitude pour ceux mis entre parenthèses : *Macrotermes*, *Apicotermes*, *Anoplotermes*, *Speculitermes*, *Syntermes*, *Nasutitermes*, *Subulitermes*, (*Amitermes*), (*Pericapritermes*), (*Termes*), *Cubitermes*, *Foraminitermes*. Parmi les caractères utilisés, je ne traiterai ici que de ceux relatifs à la jonction mesenteron-proctodeum (JMP) d'une part, aux tubes de Malpighi (TM) d'autre part. La famille des Termitidae apparait clairement monophylétique. L'ancêtre commun devait avoir une JMP circulaire et 4 TM insérés à cette jonction suivant une symétrie radiaire. La JMP circulaire est conservée (ou réacquise) dans les groupes *Foraminitermes*, *Apicotermes* et *Subulitermes* pro parte. Dans le groupe *Macrotermes*, la jonction est festonnée, mais dans tous les autres un segment mixte (SM) est présent avec l'intestin moyen sur une face, l'intestin postérieur sur l'autre. On observe 3 types de SM désignés respectivement SM interne, externe et double, suivant que le mesenteron est sur la face interne, externe ou présente deux languettes sur les faces opposées de l'anse intestinale. Mon hypothèse est que ces trois types sont homoplasiques. Le SM interne caractérise les groupes *Anoplotermes* et *Speculitermes*. Le SM double ne s'observe que dans le groupe *Syntermes*. Dans les autres le SM est externe. L'évolution des TM est complexe. Leur insertion est encore radiaire ou à peu près dans les groupes *Foraminitermes* et *Macrotermes* (ici à l'extrémité des festons) mais dans tous les autres elle se situe du côté interne de l'anse intestinale. Cette insertion reste à la JMP sauf chez tous les Apicotermitinae où elle est plus antérieure, en plein dans le mesenteron. Dans le groupe *Nasutitermes* et une partie du groupe *Subulitermes*, les 4 tubes restent distincts jusqu'à leur insertion, mais sont disposés en deux paires. Les deux tubes d'une même paire sont fusionnés juste avant l'attache dans les groupes *Syntermes*, *Amitermes* et *Pericapritermes*. Enfin, les deux paires fusionnent en une attache unique (le plus souvent sur un "nodule Malpighien") dans les groupes *Termes* et *Cubitermes*. Les TM forment un peloton ou noeud Malpighien appliqué sur la face externe de l'anse intestinale dans la région de la JMP, qu'il y ait ou non un SM et quel que soit le type de ce dernier. Une très fine enveloppe conjonctive entoure le noeud et le segment intestinal au contact. Chez les Macrotermitinae, le noeud Malpighien est absent. Dans le groupe *Foraminitermes*, la partie proximale des TM forme un revêtement autour du début du proctodeum comparable au noeud Malpighien s. str. mais peut-être pas homologue. Cette évolution est peut-être liée à une fermeture des TM après la divergence des Macrotermitinae. Le noeud Malpighien, d'abord seul puis couplé avec un segment mixte, corrigerait cette situation. Mais les preuves de la fermeture des TM n'ont été obtenues que pour un petit nombre d'espèces ; il ne s'agit donc que d'une hypothèse de travail. Une phylogénie des Termitidae, basée surtout sur les caractères intestinaux, est proposée. Les Macrotermitinae et les Apicotermitinae paraissent des sous-familles robustes. Pour les Nasutitermitinae, la question est de savoir si le groupe *Syntermes* est le groupe frère de *Nasutitermes* + *Subulitermes* ; sinon les Nasutitermitinae seraient paraphylétiques. La monophylie des Termitinae est mise en doute. Au minimum, le groupe *Foraminitermes* doit en être retiré (sous-famille nouvelle ?) Mais les relations proposées entre les autres groupes ne sont pas très robustes.

### **Digestive System and Phylogeny in the Termitidae**

The gut morphology is more and more commonly used in termite systematics and can also illuminate phylogeny reconstruction. After my earlier study of the "lower" termites (Noirot, 1995) I have studied the "higher" termites (family Termitidae) in which the loss of symbiotic flagellates has led to a huge diversification of both gut and diet. For this study, I have examined 180 species within 121 genera. I have found 12 apparently monophyletic groups (uncertain groupings are in parentheses): *Macrotermes*, *Apicotermes*, *Anoplotermes*, *Speculitermes*, *Syntermes*, *Nasutitermes*, *Subulitermes*, (*Amitermes*), (*Pericapritermes*), (*Termes*), *Cubitermes*, *Foraminitermes*. In this talk I will consider the mesenteron-proctodeum junction (MPJ) and the Malpighian tubules (MT) among the gut characters. The family Termitidae appears clearly as monophyletic. Its common ancestor probably had a circular MPJ and four MT inserted at the junction with radial symmetry. A circular MPJ was conserved (or reacquired) in the *Foraminitermes*, *Apicotermes* and *Subulitermes* (in part) groups. In the *Macrotermes* group the junction is four-lobed but in all the others a mixed segment (MS) occurs, consisting of both mesenteric and proctodeal tissues. Three types of MS are observed, named "inner", "outer" and "double" MS respectively, where the mesenteric part is either on the internal or the external face or with tongues on both faces. In my opinion, these three types are homoplastic. The inner MS is characteristic of the *Anoplotermes* and *Speculitermes* groups. The double MS is observed only in the *Syntermes* group. All the other groups show an outer MS. The evolution of the MT is complex. Their insertion is still radial or nearly so in the *Foraminitermes* and *Macrotermes* groups (in the latter at the tip of the [festoons?]) but in all the others it is on the inner side of the gut curve. The insertion remains at the MPJ, except in the Apicotermitinae where it is further anteriorly down the mesenteron. In the *Nasutitermes* group and a part of the *Subulitermes* group the four tubules are still separate until their insertion, but are paired. In the *Syntermes*, *Amitermes* and *Pericapritermes* groups, the MT in each pair are fused just before their insertion. Finally, the pairs themselves are fused in a unique insertion (most often on a Malpighian nodule or sac) in the *Termes* and *Cubitermes* groups. Except in the *Macrotermes* group, the MT make a tangled mass, the Malpighian knot, against the outer face of the gut curve near the MPJ, whether or not an MS is present and irrespective of its type. A very thin connective sheath encloses the knot and the gut segment. In the *Foraminitermes* group, the proximal parts of the MT form a convoluted coat around the beginning of the proctodeum, comparable to a Malpighian knot. This evolution may be linked with the closure of the MT after the divergence of the Macrotermitinae. The Malpighian knot, first alone then associated with a mixed segment, could have corrected this situation. However, the closure of the MT has been definitely observed in a very few species and my interpretation must be considered no more than a working hypothesis. A phylogeny of the Termitidae, founded mainly on the gut characters, is proposed. The Macrotermitinae and Apicotermitinae appear to be robust subfamilies. For the Nasutitermitinae, the question remains whether the *Syntermes* group is the sister group of *Nasutitermes* + *Subulitermes*. If not, the Nasutitermitinae would be paraphyletic. The monophyly of the Termitinae is questioned. At the very least, the *Foraminitermes* group must be removed (into a new subfamily?) but the proposed relationships between the other groups are poorly supported.

---

**Les hydrocarbures cuticulaires, indices de l'activité ovarienne, et la régulation de la reproduction chez les insectes sociaux**

**Peeters C.**



Université Pierre-et-Marie Curie, Laboratoire d'Ecologie, CNRS-UMR 7625,  
7 quai Saint Bernard, 75005 Paris FRANCE

L'évolution de l'altruisme reproducteur peut s'expliquer par la sélection de parentèle, mais les mécanismes qui régulent la stérilité au sein des sociétés restent mal compris. Chez plusieurs insectes sociaux sans spécialisation morphologique entre castes, des interactions agressives interviennent à chaque fois que la reproductrice est remplacée. Cette agression s'arrête dès qu'un nouvel individu commence à pondre, et on explique la stabilité qui s'ensuit par la communication chimique. Chez des espèces à castes dimorphiques, la reine ne se comporte pas de manière agressive envers les ouvrières. Des expérimentations montrent qu'elle émet également un signal phéromonal, mais l'origine glandulaire de ce signal est rarement connue. On considère que la phéromone royale informe sur la qualité phénotypique d'une reproductrice et permet aux ouvrières d'augmenter leur *inclusive fitness*. Or, la fertilité est une composante majeure de la qualité. L'analyse chromatographique des hydrocarbures cuticulaires (C23-C37) chez 5 genres de fourmis ponérines et myrméciennes révèle des différences de proportions importantes entre pondeuses et ouvrières stériles. Chez *Dinoponera quadriceps*, *Harpegnathos saltator*, *Diacamma ceylonense* et *Streblognathus aethiopicus*, les ouvrières, dont on induit artificiellement le début de la ponte, montrent des modifications temporelles de leurs profils cuticulaires (mesures par SPME). Chez *H. saltator*, reines et gamergates se reproduisent, et toutes deux présentent un profil similaire par rapport à celui des congénères non fertiles, en dépit de leur divergence de développement (Liebig et coll. 2000 PNAS 97: 4124-4131). Ces données, ainsi que d'autres tirées de quelques guêpes et abeilles sociales ou d'insectes solitaires, indiquent que les hydrocarbures cuticulaires sont révélateurs de la physiologie ovarienne. Il est admis que les organes sensoriels des insectes peuvent détecter des variations dans les mélanges d'hydrocarbures. Chez les fourmis ponérines, les chercheurs peuvent, en examinant les profils cuticulaires, prédire si un individu est capable de pondre. Notre hypothèse est que les fourmis peuvent également détecter ces différences. Les hydrocarbures cuticulaires possèdent les caractéristiques physico-chimiques adéquates pour fonctionner comme une phéromone royale chez des espèces à petites colonies. L'"honnêteté" de ce signal peut s'expliquer par les contraintes physiques et stratégiques qui s'exercent sur la duperie.

### **Cuticular hydrocarbons, assessment of ovarian activity and reproductive regulation in social insects**

The evolution of reproductive altruism can be accounted for by kin selection, but the proximate factors regulating sterility among nestmates remain incompletely understood. In many social insects lacking morphologically specialized helpers, aggressive interactions occur whenever an existing reproductive(s) is replaced. Aggression stops once a new individual begins laying eggs, and chemical communication is invoked to explain the subsequent stability. In species with dimorphic castes, the queen does not behave aggressively towards workers. Manipulations show that she also emits a pheromonal signal, although its glandular origin is rarely known. Queen pheromones are expected to carry information about quality which workers can use to increase their inclusive fitness. One essential component of quality is fertility. Chromatographic analysis of cuticular hydrocarbons (C23-C37) in 5 genera of ponerine and myrmecine ants reveals substantially different blends between egglayers and infertile workers. In *Dinoponera quadriceps*, *Harpegnathos saltator*, *Diacamma ceylonense* and *Streblognathus aethiopicus*, workers that were induced experimentally to start laying eggs exhibited modifications in their cuticular profiles over time (measured with SPME). In *H. saltator*, both queens and gamergates reproduce, and they share a similar profile (relative to infertile

nestmates) despite their developmental divergence (Liebig et al. 2000 PNAS 97:4124-4131). These data, together with evidence from a few social wasps and bees and also solitary insects, indicate that cuticular hydrocarbons are reliable indicators of ovarian physiology. It is known that the sense organs of insects can detect variations in hydrocarbon blends. In ponerine ants, researchers are capable, by looking at cuticular profiles, of predicting whether an individual is laying eggs. We hypothesize that the ants can also recognize this. Cuticular hydrocarbons have the necessary design characteristics to function as queen pheromone in species with small colonies. The honesty of this signal will be discussed, both in terms of physical and strategic constraints on deceit.

---

## Communication chimique et isolement spécifique chez les termites

Peppuy<sup>1</sup> A., A. Robert<sup>1</sup>, E. Sémon<sup>2</sup> & C. Bordereau<sup>1</sup>

1 Université de Bourgogne, Laboratoire de Zoologie, CNRS. UMR 5548 "Développement, Communication Chimique", 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France

2 INRA. Laboratoire de recherches sur les arômes, 17 Rue Sully, 21034 Dijon, France

Les rares données connues sur les phéromones de termites suggèrent que ces insectes ont développé des stratégies de communication chimique très différentes des autres insectes sociaux. On constate en effet chez eux une très grande parcimonie tant au niveau glandulaire que chimique. Le dodécatriéniol ((3Z,6Z,8E)-Dodeca-3,6,8-trien-1-ol), identifié chez plusieurs espèces de Rhinotermitidae, de Macrotermitinae et tout récemment de Nasutitermitinae, utilisé aussi bien par les ouvriers comme phéromone de piste que par les ailés comme phéromone sexuelle, en est le meilleur exemple. Nous étudions le rôle des phéromones de piste et des phéromones sexuelles dans l'isolement d'espèces sympatriques. Une première situation s'observe chez les espèces européennes *Reticulitermes santonensis* et *R. lucifugus grassei* et les espèces champignonnistes africaines *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*, chez qui la spécificité apparaît totalement absente tant au niveau des phéromones de piste que des phéromones sexuelles, constituées toutes deux de dodécatriéniol. Dans ce cas, au laboratoire, les réponses sont d'ordre quantitatif, les ouvriers choisissant les pistes, et les ailés mâles les extraits, les plus concentrés en dodécatriéniol. Dans la nature, l'isolement des populations récoltantes est avant tout assuré par des réseaux propres de galeries (*Reticulitermes*), des placages de terre, des comportements agressifs ou d'évitement (*Pseudacanthotermes*); l'isolement reproducteur quant à lui, est lié à un décalage dans les périodes et heures d'essaimage. La seconde situation se rencontre chez des termites champignonnistes sympatriques du Nord Vietnam. Chez plusieurs espèces de *Macrotermes* et d'*Odontotermes*, le dodécéniol ((Z)-Dodec-3-en-1-ol), récemment identifié, est le composé principal de la phéromone de piste. Mais on constate au laboratoire une très nette spécificité des pistes entre les genres et également, mais moins marquée, entre les espèces d'un même genre, ce qui met clairement en évidence l'existence de composés secondaires spécifiques. Au niveau des ailés, *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* essaient aux mêmes périodes et aux mêmes heures, il est alors intéressant de constater que leurs phéromones sexuelles, sécrétées par des glandes tergales et des glandes sternales postérieures observées pour la première fois chez des Termitidae, sont spécifiques. Dans le même biotope, un autre termite champignonniste, *Microtermes pakistanicus*, s'est isolé en sélectionnant pour sa phéromone de piste comme pour sa phéromone sexuelle la forme diène de l'alcool en C12 : le dodécadiéniol ((3Z,6Z)-Dodeca-3,6-dien-1-ol). Enfin, une troisième situation

s'observe chez des *Nasutitermes* sympatriques du Brésil où les ouvriers d'une espèce sont incapables de suivre les pistes de l'autre espèce, même en situation de non-choix, montrant ainsi l'absence totale de composé commun et l'utilisation de phéromones réellement spécifiques. Ainsi les phéromones de piste et les phéromones sexuelles interviennent à des degrés très variables dans l'isolement des espèces chez les termites, depuis une apparente absence de participation jusqu'à l'implication significative avec l'utilisation de composés spécifiques tant pour les populations récoltantes que pour les essaimants.

### **Chemical communication and specific isolation in termites**

The few available data on termite pheromones suggest original strategies of chemical communication in these social insects. Termites show a glandular and chemical parsimony well illustrated by dodecatrienol ((3Z,6Z,8E)-Dodeca-3,6,8-trien-1-ol), which has been identified as the major component of the trail-following pheromone and the sex pheromone of many species of Rhinotermitidae, Macrotermitinae and most recently Nasutitermitinae. Our research is concerned with the role of trail-following pheromones and sex pheromones in the specific isolation of sympatric species. A first situation was found in European termites *Reticulitermes santonensis* and *R. lucifugus grassei*, and in African fungus-growing termites *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* where no species specificity was observed in trail pheromones and sex pheromones, both composed of dodecatrienol. In this case, only concentration-mediated responses were obtained either in trail-following or in sex attraction bioassays. In the field, sympatric foraging populations were isolated by specific subterranean gallery systems (*Reticulitermes*) soil coating, agonistic or avoidance and escape behaviours (*Pseudacanthotermes*). Reproductive isolation is due to chronologic differences in season and time of dispersal flights. A second situation was observed in sympatric fungus-growing termites from Northern Vietnam. Several species of *Macrotermes* and *Odontotermes* used dodecenol ((Z)-Dodec-3-en-1-ol) as the major compound of their trail-following pheromone. However, species specificity was observed in trail-following bioassays, indicating the existence of secondary species specific components. Nevertheless, in the field, workers of *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi* can forage close together, the isolation mechanism apparently due to olfaction or contact chemical recognition. As regards alates, *M. annandalei* and *M. barneyi* stage their dispersal flights at the same season and the same time. Interestingly, their sex-pheromones are quite species-specific, they are secreted by tergal and posterior sternal glands, which were observed for the first time in the Termitidae. In the same biotope, another fungus-growing termite, *Microtermes pakistanicus*, has dodecadienol ((3Z,6Z)-Dodeca-3,6-dien-1-ol) as the major component of both its trail-following pheromone and sex pheromone. Finally, a third situation was found in sympatric species of Brazilian *Nasutitermes* where workers of one species were absolutely unable to follow the trails of the other species even in a non-choice assay. This showed the existence of true species specific trail pheromones and the total absence of a common component in the respective pheromones. Thus, the role of trail pheromones and sex pheromones greatly varies in the species isolation of termites, ranging from an apparent total absence to a significant factor. Other research shall be carried out to understand the evolution of the phenomenon.

---

**Les glandes exocrines des termites : revue de 30 années d'études structurales**

**Quennedey A., A. Robert, A. Peppuy, A. Courrent & C. Bordereau**

CNRS UMR 5548, Développement - Communication Chimique,  
Université de Bourgogne, 6, Bd Gabriel, 21 000 Dijon, France

Plus de trente années se sont écoulées depuis la publication de la revue de Charles Noirot (1969) consacrée à l'histologie des glandes exocrines des termites. Vingt cinq articles ont été publiés depuis sur l'ultrastructure de ces glandes. La moitié d'entre eux a été réalisée à Dijon par des élèves de Charles Noirot. Sa vaste connaissance et sa grande rigueur scientifique furent les pierres angulaires d'une école dijonnaise en cytologie fine à l'Université de Bourgogne. Bien que le nombre de publications consacrées aux termites soit relativement faible comparé à celui réalisé chez les autres insectes sociaux, l'étude ultrastructurale des glandes exocrines de termites a permis de proposer une classification cytologique des cellules glandulaires applicable à la grande majorité des glandes d'insectes (Noirot et Quennedey 1974). Cinq types principaux d'organes glandulaires ont ainsi fait l'objet de recherches ultrastructurales chez les termites : les glandes labiales ou salivaires et les glandes frontales qui secrètent des substances défensives chez de nombreux soldats ; les glandes sternales qui produisent des phéromones de piste chez les ouvriers ou des phéromones sexuelles chez les essaimants ; les glandes tergaux et les glandes sternales postérieures impliquées dans la production de phéromones sexuelles chez les essaimants. Trois thèmes seront développés dans cette revue : l'existence ou non de corrélations entre l'organisation structurale de ces glandes et la phylogénie des termites, la diversité structurale de la cuticule glandulaire selon les glandes considérées et l'apparente contradiction observée entre les caractéristiques ultrastructurales des cellules glandulaires et la nature chimique des rares composés se révélant actifs au plan comportemental..

Noirot, C., 1969. Glands and secretions. in: *Biology of termites* (K. Krishna and F.M. Weesner, Eds.). Academic Press, New-York, 1, pp. 89-123.

Noirot, C. et A. Quennedey, 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 60-80.

### **Exocrine glands of termites: an overview on 30 years of structural studies**

More than three decades have passed since Charles Noirot (1969) published his review of the histology of termite exocrine glands. Twenty five papers dealing with the ultrastructure of termite exocrine glands were published. Half of which were carried out by students of Charles Noirot. His comprehensive knowledge combined with his great scientific rigour were the cornerstones for the development of a cytological school at the university of Dijon. Although the number of papers devoted to termite exocrine glands is relatively small compared to those dealing with other social insects, research on termite gland ultrastructure has been the cradle of a cytological classification applicable to the great majority of insect glands (Noirot and Quennedey, 1974). Five main types of glandular organs have been studied in termites at the level of ultrastructure : (i) the labial or salivary glands and (ii) the frontal glands, both involved in the production of defensive secretions in numerous soldiers; (iii) the sternal glands secreting trail-laying pheromones in workers or sexual pheromones in some imagoes; (iv) the tergal glands and (v) the posterior sternal glands also involved in the secretion of sexual pheromones in imagoes. Three issues will be discussed in the present review: (i) the relationships between the structural organization of gland cells with the phylogeny of termites, (ii) the structural diversity of glandular cuticles, and (iii) the apparent discrepancy observed

between the ultrastructural features and the chemical nature of the albeit few active compounds thus far isolated.

### **Dimorphisme et spécialisation sexuels dans l'évolution des castes chez les termites : une énigme vieille de 50 ans**

**Roisin Y.**

*Biologie Animale et Cellulaire, CP 160/12, Université Libre de Bruxelles,  
Av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles*

Il y a presque 50 ans, Noirot (1951) découvrait le rôle fondamental du sexe dans le dimorphisme des ouvriers chez plusieurs Termitidae. Il notait d'autre part que les soldats étaient souvent dérivés d'une seule forme ouvrière et, de ce fait, étaient dans de nombreux cas tous du même sexe. Les schémas de polymorphisme sont maintenant connus pour un large éventail de termites, et montrent une extraordinaire diversité, depuis des schémas où mâles et femelles jouent des rôles semblables (*Amitermes*) jusqu'aux cas où tous les soldats et ouvriers sont du même sexe (*Cornitermes*, *Schedorhinotermes*) ou de sexe opposé (*Tenuirostritermes*, *Rhynchotermes*). Cependant, on ne sait toujours pas comment ni pourquoi un dimorphisme et une spécialisation sexuels ont évolué si fréquemment et de façon si divergente chez les termites. De plus, ces phénomènes génèrent un faisceau d'autres questions évolutives encore quasiment intactes. En premier lieu, le processus de détermination du sexe est lui-même insuffisamment compris. La présence d'une paire de chromosomes sexuels (XX chez les femelles, XY chez les mâles) serait la règle de base, mais l'on rencontre des systèmes plus complexes et il semble de plus en plus probable qu'il existe des mécanismes permettant de biaiser le sex-ratio très précocement. D'autre part, des données récentes suggèrent l'existence de déviations notables par rapport au schéma classique d'investissement équitable des ressources entre reproducteurs mâles et femelles. Au vu des succès récents de l'approche sociobiologique de ce type de questions chez les hyménoptères sociaux, des études comparatives mériteraient d'être développées chez les termites. En particulier, le rôle respectif des deux sexes parmi les non-reproducteurs, la présence d'asymétries de parenté dues à des fusions ou translocations chromosomiques dans de nombreuses espèces, et les effets génétiques de la consanguinité fréquemment observée en présence de reproducteurs secondaires sont différents facteurs susceptibles d'influencer en sens divers l'investissement relatif entre les sexes dans les colonies de termites.

Noirot C., 1951. Le développement des neutres chez les Termites supérieurs (Termitidae). IV. Le sexe des diverses catégories de neutres. *C. R. Acad. Sci.* 233: 447-449.

### **Sexual dimorphism and specialization in termite caste evolution: a 50-year-old enigma**

Almost 50 years ago, Noirot (1951) discovered that sex is the key to worker dimorphism in several termitids. He also noticed that soldiers are often derived from a single worker morph and, consequently, are in many instances all of the same sex. Subsequent studies of polymorphism patterns in a broad array of termite taxa have revealed an extraordinary diversity, from sex-egalitarian schemas (*Amitermes*) to exclusively male or female non-reproductives (*Cornitermes*, *Schedorhinotermes*), or soldiers and workers of opposite sexes (*Tenuirostritermes*, *Rhynchotermes*). However, how and why sexual dimorphism and specialization evolved so often and in so many

divergent directions in termites remains an enigma. Furthermore, these phenomena generate a bunch of still untouched evolutionary questions. Firstly, the process of sex determination itself is still inadequately understood. It is generally assumed that sex is basically determined through a single pair of sex chromosomes in termites (XX in females, XY in males), but more complex situations are known and there is nowadays increasing evidence for the existence of mechanisms allowing a very early bias of the sex ratio. Secondly, recent findings suggest the existence of noteworthy deviations from the classical pattern of equitable resource allocation between reproductives of each sex. In view of recent accomplishments of the sociobiological approach to these questions in social Hymenoptera, comparative studies deserve to be carried out in termites. In particular, the different roles played by non-reproductives of each sex, the existence of relatedness asymmetries due to chromosomal fusions or translocations in many species, and the genetical consequences of inbreeding by secondary reproductives are several factors likely to influence the sex allocation patterns of termite colonies.

Noirot C., 1951. Le développement des neutres chez les Termites supérieurs (Termitidae). IV. Le sexe des diverses catégories de neutres. *C. R. Acad. Sci.* 233: 447-449.

---

### **Phylogénie des champignons du genre *Termitomyces* (Tricholomataceae, Agaricales, Basidiomycètes) : étude moléculaire basée sur les ITS**

**Rouland C., M. Diouf, A. Brauman & M. Neyrat**

*Laboratoire de Microbiologie, IRD-Bel Air, BP 1386, Dakar, Sénégal*

Le genre *Termitomyces* constitue un groupe dont la taxonomie et la place phylogénique sont peu connues. L'amplification par PCR de la région ITS1-5,8S-ITS2 de 19 échantillons de *Termitomyces* a montré que la taille de cette zone était nettement plus élevée chez les *Termitomyces* asiatiques que chez les africains. Cette différence est confirmée par PCR-RFLP. Le séquençage et l'analyse des séquences de la région amplifiée de 14 *Termitomyces* africains a permis de démontrer : (i) l'état monophylétique des *Termitomyces*; (ii) leur appartenance à la famille des *Tricholomataceae* ; (iii) leur distinction avec les autres Agarics dont les symbiontes de fourmis Attacidés ; (iv) la non spécificité de l'association termites-champignons. Les positions sur les arbres phylogéniques des différentes espèces ne corroborent pas les regroupements antérieurs basés sur les caractères biologiques (fructification ou non) et physiologiques (productions d'enzymes ou non). Par contre, un certain regroupement s'opère entre des *Termitomyces* symbiontes du même genre de termites (*Macrotermes*, *Pseudacanthotermes*), mais plusieurs exceptions ne permettent pas de conclure à l'existence d'une co-évolution entre les deux partenaires de la symbiose.

### **Phylogenetic relationships among *Termitomyces* (Tricholomataceae, Agaricales, Basidiomycètes): molecular study based on ITS**

The genus *Termitomyces* constitutes a group of which taxonomy and phylogeny are little known. Amplifications by PCR of the ITS1-5,8S-ITS2 region of 19 *Termitomyces* indicate that the ITS from asiatic *Termitomyces* were clearly longer than the african ones. This difference was confirmed by PCR-RFLP. The analysis of the sequences of this amplified region in 14 African *Termitomyces* allowed to demonstrate: i) the state monophyletic of *Termitomyces*; ii) their membership of the family of

Tricholomataceae; iii) their distinction with the other Agarics particularly with the symbiotic fungi of ants Attacidae; iv) the non specificity of the fungus/termite association. The place in the phylogenetic trees of the different species do not confirm the previous groupings based on biologic characters (fruiting or not) and physiological (production of enzymes or not). On the other hand, some grouping takes place between Termitomyces symbionts of the same genus of termites (Macrotermes, Pseudacanthotermes), but several exceptions do not allow to end in the existence of a co-evolution among the two partners of the symbiosis.

---

## **Répertoire comportemental et régulation des soins au couvain chez la fourmi dimorphique *Pheidole pallidula***

**Sempo G. & C. Detrain**

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (CP160), Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgium*

Le succès écologique des sociétés de fourmis polymorphes dépend notamment de la démographie des castes d'ouvrières et de la division du travail à l'intérieur du nid. Chez les espèces américaines du genre dimorphique *Pheidole*, les minors réalisent la majorité des tâches de la colonie. Au contraire, les majors semblent être spécialisées dans un petit nombre de comportements tels que le découpage des graines et la défense de la colonie. Lorsque le caste ratio est expérimentalement biaisé, les majors peuvent modifier la taille de leur répertoire comportemental pour compenser les besoins de la colonie en certaines tâches. Contrairement à ces espèces, les majors de la fourmi dimorphique méditerranéenne *Pheidole pallidula*, présentent un répertoire comportemental exceptionnellement large, comprenant jusqu'à 69% de celui des minors. Dans des nids non-perturbés, ces majors réalisent l'ensemble des comportements de soin au couvain (à l'exception de la manipulation des oeufs) bien qu'à une fréquence plus faible que celle des minors. Biaisé le caste ratio au profit des majors n'influence pas significativement leur taux individuel de soin au couvain mais augmente de manière non-linéaire leur présence près des larves. Nos résultats suggèrent que l'implication des castes physiques dans le soin au couvain dépend fortement de stimuli sociaux qui influencent l'organisation spatiale des minors et des majors à l'intérieur du nid.

## **Behavioural repertoire and regulation of brood care in the dimorphic ant *Pheidole pallidula***

Ecological success of polymorphic ant societies is dependent on caste demography and division of labour within the nest. In New-world species of *Pheidole* ant genus, minor workers perform the majority of colony tasks. On the contrary, majors appear to be specialised on a few behaviours like seed milling and colony defence. When the caste ratio is experimentally skewed, the majors can increase their behavioural repertoire to compensate for colony labour needs. Unlike those species, the majors of the Mediterranean dimorphic ant, *Pheidole pallidula*, show an unexpectedly broad behavioural repertoire including up to 69% of the minors'. In undisturbed nests, these majors perform all brood care behaviours (excepted egg handling), though at a lower rate than minors. Skewing the caste ratio towards majors does not significantly affect their individual rate of brood care but increases in a non-linear way their proportion in the brood vicinity. Our results suggest that

caste participation in brood care depends on social stimuli that influence the spatial organisation of minors and majors within the nest.

---

### **Conséquences du choix du partenaire sexuel sur la reproduction chez un termite du bois**

**Shellman-Reeve J.**

*Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, NY 14850*

Une prédiction majeure des théories de l'investissement parental et de la sélection sexuelle (Trivers 1972) est qu'un investissement parental important de la part des deux parents doit s'accompagner du choix du partenaire pour l'un et l'autre sexe. Les mâles et les femelles du termite du bois humide *Zootermopsis* exercent ce choix du partenaire (Shellman-Reeve 1999). L'étude du comportement d'appariement et du choix du partenaire montre que le poids de la femelle et la largeur de la tête du mâle peuvent être d'importants indicateurs de la qualité du partenaire sexuel. Une étude de 6 mois sur le terrain a été menée sur de jeunes imagos en fondation pour tester les effets du choix des partenaires mâles et femelles sur le succès reproducteur. La survie des mâles et des femelles, la taille du territoire, la production d'œufs et la densité des fondations ont été mesurées et comparées aux indicateurs de la qualité du partenaire.

Trivers, R.L. 1972 In Sexual selection and the descent of man (ed. B. Campbell) pp.136-179.

Chicago:Aldine

Shellman-Reeve, J.S. 1999. *Proceedings Royal Society, B.*(London). 266, 137 -144.

### **Reproductive consequences of mate choosiness in a wood dwelling termite**

A key prediction of parental investment and sexual selection theories (Trivers 1972) is that when both parents provide extensive parental investment, both sexes should exhibit choosiness in finding their mate. Males and females exhibit mate-choosiness in the wood dwelling,dampwood termite, *Zootermopsis* (Shellman-Reeve 1999). The study of pairing behavior and mate preference shows that female body weight and male head width may be important predictors of mate quality. A six-month field study was conducted on new nest founding adults to test what effects male and female mate-choosiness have on reproductive success. Male and female survivorship, territory size, egg production and pairing densities were measured and compared with predictors of mate quality.

---

### **Comportement de construction de galeries chez les termites souterrains**

**Su N. Y.**

*Ft. Lauderdale Research and Education Center, University of Florida, 3205 College Ave., Ft. Lauderdale, Florida 33314, USA*

L'excavation manuelle a tout d'abord été utilisée pour étudier les termites souterrains. Les premières études ont permis de visualiser leurs réseaux de galeries souterraines mais les méthodes destructives utilisées rendaient les colonies naturelles inutilisables pour des études ultérieures. Des techniques indirectes utilisant des agrégats de nourriture ou des stations de contrôle de surface ont permis un



accès sans précédent aux populations hypogées des termites souterrains. Des stations de contrôle de différents types en combinaison avec des techniques de capture, marquage, re-capture ont été utilisées pour étudier les populations de termites souterrains sous différents biotopes. Ces techniques ont été primordiales dans le développement des pièges-appâts pour la lutte contre les populations des termites souterrains. Une nouvelle approche dans ce domaine consiste à utiliser des arènes de récolte de nourriture artificielles pour étudier au laboratoire la configuration spatiale du réseau de galeries. Les résultats obtenus peuvent être analysés en utilisant des modèles tels que la géométrie fractale. Nos observations ont montré que *Coptotermes formosanus* construit généralement des galeries plus courtes et de diamètre plus large que celles de *Reticulitermes flavipes* et que la présence de bois dans l'arène ne modifie pas significativement le comportement de construction des galeries. Les données ainsi obtenues ont été utilisées pour construire un modèle de simulation afin d'identifier ultérieurement les paramètres essentiels dans la caractérisation de la forme du réseau de galeries des termites souterrains.

### **Tunnelling behavior of subterranean termites**

Manual excavations were often used by the early researchers to study the underground tunneling system of subterranean termites. These studies enabled us to visualize the underground gallery system of subterranean termites, but the destructive sampling methods also rendered the field colonies useless for further studies. Indirect sampling techniques using food aggregates or on-the-ground monitoring station provided unprecedented access to the underground populations of subterranean termites. Variations of such monitoring stations in combination with mark-recapture techniques have been used to study populations of subterranean termites under different environments. These techniques were essential in the development of baits for population control of subterranean termites. A new approach in this field is to use artificial foraging arenas to study the spatial configuration of termite tunneling system in the laboratory. The observation results can be analyzed using models such as fractal geometry. Our results showed that *Coptotermes formosanus* generally built wider and shorter tunnels than *Reticulitermes flavipes*, and the presence of wood in the arena did not significantly affect termite tunneling. Data obtained from such study were used to construct a simulation model to further identify the essential parameters in characterizing the tunneling morphology of subterranean termites.

---

### **Taxonomie moléculaire des termites *Reticulitermes* (Isoptera : Rhinotermitidae)**

**Uva P.<sup>1</sup>, J. Aubert<sup>2</sup>, J.L. Clément<sup>1</sup> & A.G. Bagnères<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>CNRS, Laboratoire de neurobiologie, 31 ch. J. Aiguier 13009 Marseille, France

<sup>2</sup>Université de Provence, Laboratoire de systématique évolutive, 3 pl. Victor-Hugo, 13331 Marseille, France

Le genre *Reticulitermes* (Isoptera : Rhinotermitidae) est représenté par environ 80 espèces de termites souterrains qui sont distribuées dans les régions Nearctique et Palearctique (Amérique du Nord, Asie et pourtour méditerranéen). Les échantillons ici analysés ont été récoltés dans le Sud de l'Europe et en Amérique du Nord. L'ADN a été extrait pour chaque termite individuellement pour tenir compte du polymorphisme individuel (Jenkins et al., 1998). Les relations phylogénétiques ont

été étudiées par le séquençage d'un segment de l'ADN mitochondrial (475pb du locus ND1). Les analyses phylogénétiques ont été réalisées avec PHYLIP 3.5 ; pour la construction des arbres nous avons employé à la fois l'analyse de parcimonie et les matrices de distances. Les relations phylogénétiques dérivées des données moléculaires seront comparées aux résultats obtenus par l'étude des allozymes (Clément, 1981) et des hydrocarbures cuticulaires (Bagnères et al., 1988). Les implications biogéographiques de ces relations seront aussi discutées.

### **Molecular taxonomy of the *Reticulitermes* termites (Isoptera : Rhinotermitidae)**

The genus *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) includes about 80 subterranean termite species that are widely distributed in Nearctic and Palearctic region (northern America, Asia and Mediterranean area). Samples used in the study were collected in southern Europe and in northern America. Like other studies (Jenkins et al., 1998), DNA was extracted from each single termite to take into account the individual polymorphism. The phylogenetic relationships were inferred by sequencing a mitochondrial DNA fragment (475bp of the ND1 locus). The phylogenetic analyses were performed with PHYLIP 3.5; trees were built using both parsimony and distance-based methods. The phylogenetic relationships resulting from molecular data will be compared to those obtained by allozymes (Clément, 1981) and cuticular hydrocarbons (Bagnères et al., 1988) analyses. The biogeographic implications of these relationships will also be discussed.

Bagnères, A.G., C. Lange, J.L. Clément and C. Joulie, 1988. Les hydrocarbures cuticulaires des *Reticulitermes* français : variations spécifiques et coloniales. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 4: 34-42.  
Clément, J.L., 1981. Enzymatic polymorphism in the European populations of various *Reticulitermes* species (Isoptera). In: *Biosystematics of social insects* (P.E. Howse and J.L. Clément, Eds), Acad. Press. pp. 49-61.  
Jenkins, T.M., C.J. Basten, R. Dean, S.E. Mitchell, S. Kresovich and B.T. Forschler, 1998. Matriarcal genetic structure of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) populations. *Sociobiology*. 33: 239-263.

---

### **Les profils d'expression génique au cours du développement larvaire de l'abeille ouvrent des pistes intéressantes pour l'étude du déterminisme des castes**

**Wheeler D<sup>1</sup>. & J.D. Evans<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Department of Entomology, University of Arizona, Tucson AZ 85721

<sup>2</sup>Bee Research Laboratory, USDA-ARS, Building 476 BARC-East, Beltsville, MD 20705.

Les castes des insectes sociaux représentent l'un des meilleurs et des plus spectaculaires exemples de polyphénisme chez les insectes. Les outils de biologie moléculaire sont aujourd'hui développés au point de pouvoir être mis à profit pour comprendre les mécanismes qui régulent le déterminisme des castes. L'efficacité accrue de ces outils reflète les avancées dans deux domaines : l'application de méthodes perfectionnées de détection de l'expression différentielle de gènes à des organismes autres que les modèles classiques, et l'avènement de l'analyse des profils d'expression génique à l'échelle du génome. Nous sommes parvenus à identifier des gènes exprimés différemment par les larves d'abeilles ouvrières et de reines. Nous examinons actuellement les profils d'expression d'environ 150 gènes obtenus initialement par la technique de soustraction suppressive par

hybridation. Tous les clones obtenus ont été utilisés comme des EST (Expressed Sequences Tags; séquences balisées exprimées) et ont servi à la confection de membranes à haute densité sur nylon. Pour l'étude des profils d'expression, ces membranes ont été hybridées avec six sondes d'ARNm d'abeilles femelles extraits à 24 heures d'intervalle, du stade embryonnaire jusqu'au milieu du dernier stade larvaire. Globalement, les profils d'expression sont comparables entre les membres d'une même caste, même si, indépendamment de la caste, un biais dû au stade de développement a été constaté pour certains gènes exprimés. Les profils de reines montrent une forte répression de nombreux gènes exprimés chez les embryons et les larves de premier stade, parmi lesquels un gène codant une protéine de choc thermique (70kDa) présomptive, ainsi qu'un orthologue d'un gène de cytochrome p 450 de *Drosophila*. Les larves d'ouvrières plus âgées surexpriment les protéines de réserve hexamériques ainsi que la dihydrodiol déhydrogénase. Les reines montrent un plus fort niveau d'expression pour deux protéines à ligand présomptives, un orthologue du locus lié au sexe *smc* des mammifères, ainsi que pour des gènes impliqués dans le métabolisme respiratoire. L'analyse multivariée (cluster analyse) des profils d'expression montre l'existence de plusieurs grandes tendances en ce qui concerne les gènes exprimés différenciellement dans une caste. Les gènes impliqués dans le transport et le stockage de réserves pendant le développement larvaire, par exemple, montrent souvent des différences d'expression suivant la caste et le stade de développement. De plus, les protéines ribosomiales représentent une très large proportion des clones obtenus du criblage des banques. Si l'on considère que ces protéines participent à la modulation de l'activité du ribosome, elles sont potentiellement des indicateurs du rythme de développement des embryons, et pourraient être utiles pour préciser le moment de l'initiation du déterminisme des castes ainsi que d'autres processus de développement.

### **Patterns of gene expression during larval development in the honey bee provide intriguing clues to caste determination**

Caste in social insects are one of the best and most spectacular example of insect polyphenism. The tools of molecular biology have now improved to a point where they can contribute to understanding the mechanisms regulating caste determination. Enhanced efficacy of these tools reflects advances in two areas : the application of improved methods for detecting differential gene expression in non-model systems and the advent of genome-level analyses of patterns of gene expression. We have been successful in isolating genes that are differentially expressed by queen and worker honey bee larvae. We are now determining the pattern of expression of about 150 genes first picked up using suppressive subtractive hybridization. All the clones were treated as expressed sequences tags (EST) and used to produce macroarrays on nylon. To determine patterns of expression, these arrays were probed with labeled mRNA from female honey bees collected at six 24 hour intervals from the embryo stage to the middle of the last instar. Overall expression patterns tended to be similar between members of the same caste, although some genes were expressed in an age-biased manner regardless of caste. Queens showed a strong down-regulation of many genes that are expressed in embryos and first-instar larvae, including a putative heat-shock protein (70 kDa), and an ortholog to a *Drosophila* cytochrome p450 gene. Older worker larvae overexpressed hexameric storage proteins and dihydrodiol dehydrogenase. Queens showed higher expression of two putative binding proteins, an ortholog to the mammalian sex-linked *smc* locus and genes implicated in metabolic respiration. Cluster analyses of gene expression patterns indicate several broad trends in the expression of caste-related genes. For example, genes implicated in nutrient transfer and storage in developing larvae often show changes in expression between castes and ages. Also, a disproportionate number of

ribosomal proteins arose from the screened libraries. Assuming these proteins help modulate ribosome activity, they may be indicators of the developmental tempo of larvae, and could be useful for pinpointing the initiation of caste determination and other developmental processes.

---

## **Dispersion et polyphénisme de caste chez les fourmis**

**Wheeler D.E.**

*Department of Entomology, University of Arizona, Tucson, AZ, 85721 USA*

Toutes les espèces de fourmis sont généralement considérées comme des espèces hautement eusociales à l'exception des fourmis parasites et des espèces qui ont perdu la caste royale. L'eusocialité est définie par une spécialisation morphologique irréversible liée aux fonctions de la caste. Chez quelques espèces de ponérines, la différence entre la caste royale et la caste ouvrière est basée entièrement sur la présence ou l'absence de l'appareil de vol. J'ouvre une discussion sur l'idée que le polyphénisme alaire seul n'est pas suffisant pour qualifier une fourmi, ou un taxon d'insectes, d'hautement eusocial. Le polymorphisme ou le polyphénisme alaire sont communs chez des insectes non sociaux où des individus possédant des ailes et un appareil de vol complet représentent des formes de dispersion. Le polymorphisme et le polyphénisme alaires sont aussi communs chez différents Hyménoptères non-sociaux. Notre conception de l'évolution de la socialité chez les fourmis serait elle modifiée si le polyphénisme alaire n'était pas considéré comme étant lié au degré de socialité, comme c'est le cas chez les termites, les abeilles et les guêpes sociales ?

## **Dispersal and caste polyphenism in ants**

All ants are generally considered highly eusocial, with the exception of parasites and species that have clearly lost the queen caste. Highly eusocial is defined as irreversible morphological specialization related to caste roles. In some ponerine species, the difference between the queen and worker caste is based entirely on the presence or absence of the flight apparatus. I explore the argument that wing polyphenism alone is not sufficient to qualify an ant, or an insect taxon, as highly eusocial. Wing polymorphism or polyphenism is common in non-social insects; forms with wings and a complete flight apparatus serve as a dispersal morphs. Wing polymorphisms and polyphenisms are also common in various non-social Hymenoptera. Is our view of the evolution of high sociality in ants altered if wing polyphenism is considered to be unrelated to level of sociality, as it is in termites, social bees and social wasps ?

# POSTERS

## **Dynamique d'agrégation et reconnaissance coloniale chez *Blattella germanica***

**Amé J.M<sup>1,2</sup>, C. Rivault<sup>3</sup>, G. Théraulaz<sup>4</sup> & J.-L. Deneubourg<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique*

<sup>2</sup> *Université de Lyon 1, 69622 Villeurbanne, France*

<sup>3</sup> *Université de Rennes 1, 35042 Rennes, France*

<sup>4</sup> *Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse, France*

Les capacités agrégatives des blattes sont bien connues. Un ensemble d'expériences, menées par Rivault *et al.* (1998) montrent que ces insectes sont capables de réaliser des choix collectifs. Nous avons développé un modèle (simulations de Monte-Carlo) qui prend en compte les comportements individuels et génère des structures agrégatives. Dans ce modèle, les individus obéissent à une série de règles comportementales : déplacement aléatoire, choix aléatoire d'un site, modulation de la probabilité de quitter l'abri en fonction du nombre d'individus présents et du marquage du site. Notre modèle montre une grande diversité des distributions spatiales sans qu'il soit nécessaire de faire appel à une modulation des comportements individuels. Le seul jeu des caractéristiques de l'environnement et des densités de population sur les différentes dynamiques d'amplification est suffisant pour produire cette diversité. Notre travail a consisté dans un premier temps à valider le modèle. Nous avons ensuite pu prédire les distributions spatiales qui peuvent émerger et montrer comment celles-ci peuvent être affectées par les caractéristiques du milieu (nombre de sites d'agrégation, capacité d'accueil...). Il a également été montré expérimentalement que ces insectes sont capables de distinguer les marquages issus de leur groupe ou d'un groupe étranger. En intégrant ces capacités dans le modèle ci-dessus, nous pouvons prédire que des patterns, se caractérisant par une ségrégation des différentes souches, peuvent se développer sans modification des comportements mais simplement par la modification de la densité et des ressources que sont les abris.

## **Aggregation dynamics and colonial recognition in *Blattella germanica***

The cockroach aggregative capabilities are well known. Some experiments from Rivault *et al.* (1998) show that these insects are able to make collective choices. We have developed a model (Monte-Carlo simulations) which takes into account individual behaviours and generates aggregative structures. In this model, individuals must follow some behavioural laws : random walk, random choice for a site. Our model exhibits a high diversity of spatial distributions without any need for modulation of individual behaviours. Indeed, this diversity can be obtained by taking into account nothing but the effect of environmental characteristics on the several amplification dynamics. First step of our work involved validating the model. It was then used to predict spatial distributions which can emerge, and to show how they can be modulated by environmental characteristics (number of aggregation sites, carrying capacity...). Experiments have shown that these insects can identify the marking of their own group. By integrating these capabilities in the model, we can predict that some

patterns characterised by segregation between strains can develop without behavioural modifications, through modulations in density and resources.

Rivault C., A. Cloarec and L. Sreng, 1998. Cockroach aggregation : discrimination between strain odours in *Blattella germanica*. *Animal Behaviour* 55: 177-184.

---

## **Le fourrageur chez *Solenopsis invicta* : interaction entre état de satiété et système octopaminergique**

**Boulay R. & L. M. Hooper-Bui**

*Department of Entomology, 402 Life Sciences Building, Louisiana State University, LA 70802, Baton Rouge, USA*

Chez la fourmi *Solenopsis invicta*, l'intensité du fourrageur est fonction des besoins de la colonie et notamment de l'état de satiété des ouvrières. Lorsque des groupes d'ouvrières sont privés de nourriture pendant 3 jours le nombre d'individus recherchant de la nourriture (scouts) est plus important que lorsque les ressources coloniales ont été partiellement rétablies. Une fois la nourriture trouvée, le recrutement est plus efficace et un plus grand nombre d'ouvrières participent à l'exploitation de la nouvelle source. Lorsque les groupes d'ouvrières sont traités avec du Chlordimeform (CDM) en concentration sub-létale le temps nécessaire aux scouts pour trouver la nourriture est plus long alors que le nombre d'ouvrières qu'elles ont recrutées est moins important. Deux jours après le traitement, l'activité de fourrageur redevient progressivement normale. Le Chlordimeform est un agoniste de l'octopamine, amine biogène spécifique des invertébrés. Chez les espèces solitaires, l'octopamine et certains de ces agonistes dont le CDM inhibent la prise alimentaire, peut-être de façon indirecte en maintenant un taux de glucose élevé dans l'hémolymphe. Il est donc possible que le système octopaminergique annule partiellement chez *S. invicta* les effets de la satiété et réduise l'intensité du fourrageur au niveau colonial.

## **Foraging activity in *Solenopsis invicta*: interaction between state of satiety and octopaminergic control**

The foraging activity of *Solenopsis invicta* depends on colony needs, and on the state of satiety. In groups of workers deprived of food for three days, scouts need less time to discover a new food source. Moreover, once food is discovered, more workers are recruited and involved in the foraging task. In food deprived groups of workers treated with sub-lethal concentrations of chlordimeform (CDM), the latency to find a new food source is longer while the number of recruited foragers is lower. Two days after the treatment, the foraging activity becomes progressively normal. Chlordimeform is a formamidine insecticide which antagonises octopamine receptors, an invertebrate-specific biogenic amine. In solitary insects, octopamine and some of its agonists including CDM reduce feeding behaviour. This effect might result from its control on the titre of glucose in the haemolymph. Thus the octopaminergic system could possibly suppress the effect of satiety and reduce the foraging activity at the colony level.

---

## **Morphogénèse des réseaux de galeries chez la fourmi *Messor sancta***

**Buhl J.<sup>1</sup>, J.-L. Deneubourg<sup>2</sup>, A. Grimal<sup>1</sup>, & G. Theraulaz<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire d'Ethologie et Cognition Animale, CNRS - FRE 2041, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France*

<sup>2</sup> *CENOLI, CP 231, U.L.B, Bd du triomphe, 1050 Brussels, Belgium*

La morphogénèse des réseaux de galeries a été étudiée chez la fourmi *Messor sancta* conjointement et de manière indépendante à deux niveaux d'observation. Au niveau global nous avons caractérisé la dynamique de croissance et la structure spatiale des réseaux; au niveau individuel nous avons recherché les caractéristiques du comportement de creusement et déterminé le rôle des interactions entre fourmis. Le lien existant entre ces deux niveaux d'observation a ensuite été étudié au moyen d'un modèle incorporant tous les paramètres des comportements individuels mesurés expérimentalement. Cette étude montre que la croissance des réseaux de galeries est le résultat d'un processus auto-organisé. La dynamique de creusement de type logistique, comporte une phase initiale de croissance exponentielle reposant sur des mécanismes de type feed-back positif. Ceux-ci résultent d'un marquage du front de creusement des galeries et de l'utilisation par les fourmis de pistes de phéromones. La modélisation confirme que seule la prise en compte d'un tel marquage permet de reproduire la morphogénèse des réseaux de galeries. La phase de croissance exponentielle est suivie par une phase de saturation qui conduit la dynamique de creusement vers un plateau. Cette phase repose sur des mécanismes de feed-back négatif et a pour conséquence l'arrêt du creusement lorsque le volume du réseau atteint une valeur critique proportionnelle à la taille de la population. Le mécanisme de régulation de la taille du réseau pourrait impliquer à la fois la baisse de la densité des individus jusqu'à une valeur critique en deçà de laquelle le recrutement par piste deviendrait inopérant, et un processus d'agrégation des fourmis au cours du temps. Le modèle que nous présentons permet toutefois de reproduire la phase de saturation sans que des mécanismes d'agrégation soient implémentés au niveau du comportement individuel ce qui suggère qu'ils auraient un rôle secondaire dans la dynamique de creusement.

## **Morphogenesis of galleries networks in the ant *Messor sancta***

We studied the processes that take place during the morphogenesis of galleries networks in the ant *Messor sancta* at two levels of description : (1) At the global level, we analyzed the dynamics of growth and the spatial structure of the networks. (2) At the individual level the digging behaviour and the consequences of ants' interactions were quantified. We incorporate both the qualitative and quantitative behavioural rules that workers employ during building into a model that helped us to understand the link that exists between individual and collective behaviour. This study shows that subterranean galleries networks result from a self-organized process. The digging dynamics follows a logistic growth with two distinct phases. The first one is an exponential growth resulting from positive feed-back mechanisms. The behavioral implementation of these positive feed-backs are both chemical marking of the working front and trail laying behaviour. The model confirmed the fact that without a pheromonal marking it was not possible for a galleries network to develop. The second phase is a saturation of the digging dynamics resulting from negative feed-backs. During this phase digging stops as soon as the volume of the network reaches a critical value that appears to be proportionnal to the number of ants. One mechanism that could regulate the size of the galleries network is the fall in the ants' density down to a critical value from which any chemical recruitment

could not take place. A second mechanism is aggregation behaviour in ants. The model predicts that without any aggregation behaviour implemented at the individual level, a similar digging dynamics can be reproduced. This fact suggests that aggregation could only have a minor role in this dynamics.

---

## **Relation entre les fourmis *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae) et *Camponotus lateralis* (Formicinae)**

**Cammaerts D., J.F. Marlier & J.C. de Biseau**

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, CP160/12 – Université Libre de Bruxelles - 50 Av. F. Roosevelt - 1050 Bruxelles - Belgique*

Malgré leur appartenance à deux sous-familles différentes, la ressemblance morphologique entre *Crematogaster scutellaris* et *Camponotus lateralis* est frappante. L'association entre les deux espèces est connue depuis très longtemps. De nombreuses observations indépendantes montrent que *C. scutellaris* et *C. lateralis* partagent les mêmes ressources alimentaires. Des ouvrières de *C. lateralis* s'observent régulièrement le long des pistes de récolte de *C. scutellaris*. Cependant, la capacité des ouvrières de *C. lateralis* à suivre la phéromone de piste de *C. scutellaris* n'a jamais été démontrée. Dans le présent travail nous montrons que les ouvrières de *C. lateralis* sont capables de suivre des pistes artificielles tracées à l'aide d'extraits de pattes postérieures de *C. scutellaris*. Néanmoins, le suivi de piste n'apparaît qu'à partir d'une concentration de 10 glandes/piste. Des observations comportementales montrent que *C. scutellaris* est moins agressive vis-à-vis de *C. lateralis* que de *Camponotus fallax*. De plus, les ouvrières de *C. lateralis* se montrent nettement moins sensibles que d'autres fourmis aux toxines présentes dans la sécrétion défensive de *C. scutellaris*.

## **Relationship between *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae) and *Camponotus lateralis* (Formicinae)**

Although they belong to different subfamilies, *Crematogaster scutellaris* and *Camponotus lateralis* are morphologically very similar. The association between these species has been known for a long time. Many observations show that *C. scutellaris* and *C. lateralis* share the same food sources. Workers of *C. lateralis* are commonly observed along the foraging trails of *C. scutellaris*. However, the ability of *C. lateralis* to follow the trail pheromone of *C. scutellaris* has never been demonstrated. In the present work, we show that the workers of *C. lateralis* follow artificial trails prepared from extracts of hindlegs of *C. scutellaris*. However, trail following is detected only at concentrations of at least 10 glands/trail. Behavioural observations also show that *C. scutellaris* is less aggressive towards *C. lateralis* than towards *Camponotus fallax*. Moreover, workers of *C. lateralis* are significantly less sensitive than other ants to the venom of *C. scutellaris*.

---

## **L'apprentissage spatial et temporel chez la fourmi *Myrmica sabuleti***

**Cammaerts M.C.**

*Université Libre de Bruxelles, 50 A. F. Roosevelt, 1050 Bruxelles*



Après une série de 12 présentations, des ouvrières de *Myrmica sabuleti* apprennent à venir s'alimenter à une heure précise de la journée. Cet apprentissage disparut après 3 séances d'extinction. Il se réacquit en 5 renforcements et ce second apprentissage, supérieur au premier, ne s'éteignit qu'après 7 séances d'extinction. Les ouvrières de *M. sabuleti* furent aussi capables, à la suite de 12 renforcements, de venir s'alimenter soit vers la droite ou vers la gauche de leur nid, soit à l'étage inférieur ou supérieur d'une plate-forme à deux étages, soit devant ou derrière leur nid. Ces apprentissages s'éteignirent en 4 (droite, gauche), 1 et 4 (étage inférieur, supérieur) et 7 (devant, derrière) séances d'extinction. De meilleurs résultats s'obtinrent grâce à des seconds apprentissages, faits de 5 renforcements uniquement. Ces seconds apprentissages s'éteignirent plus lentement que les premiers puisqu'ils nécessitèrent respectivement 6, 2 et 7, 10 séances d'extinction lorsqu'ils concernaient la droite et la gauche du nid, l'étage inférieur et supérieur de la plate-forme, une zone située devant et une zone située derrière le nid. Il serait intéressant de tenter un apprentissage spatio-temporel chez la même espèce.

### **Spatial and temporal learning by the ant *Myrmica sabuleti***

Thanks to 12 presentations, *Myrmica sabuleti* workers were able to come to food at a precise time of the day. This learning extinguished after 3 experiments of extinction. A second learning needed only 5 reinforcements, was of better quality than the first one and extinguished only after 7 experiments of extinction. Workers of *M. sabuleti* also learned, thanks to 12 reinforcements, to come onto a food place situated to the right or the left of the area laying in front of the nest, or on the lower or the upper stage of a platform, or before or behind the nest. These learnings extinguished in 4 (right, left), 1 and 4 (lower, upper stages) and 7 (before, behind) sessions of extinction. Better results were obtained after second learnings, made of 5 reinforcements. These second learnings extinguished more slowly than the first ones since they needed 6, 2 and 7, 10 experiments of extinction when they concerned respectively the right and the left from the nest entrance, the lower and the upper stages of the platform, a place laying before and one laying behind the nest. It should be interesting to attempt a spatio-temporal learning in the same species.

---

### **Développement des colonies et essaimage chez deux termites champignonnistes africains (*Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*) élevés en laboratoire**

**Connétable S., A. Robert, O. Bonnard & C. Bordereau**

CNRS UMR 5548, Développement - Communication Chimique, Université de Bourgogne, 6, Bd Gabriel, 21 000 Dijon, France

Les espèces de termites champignonnistes africains *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* ont un mode de vie similaire et vivent en sympatrie dans les plantations de canne à sucre d'Afrique équatoriale où elles sont en compétition pour l'espace. Afin de mieux comprendre les mécanismes qui interviennent dans cette compétition, nous avons suivi au laboratoire le développement des colonies de ces deux espèces. Les colonies de *P. spiniger* et *P. militaris* ont été élevées pendant respectivement 11 et 7 ans. Le premier essaimage a été obtenu après 7 ans chez *P. spiniger* et 4 ans pour *P. militaris*. Les colonies de *P. spiniger* essaient depuis chaque année au laboratoire et produisent d'année en année un nombre croissant d'essaimants ainsi qu'un plus grand nombre

d'essaïms. Nous avons obtenu un total de 81.000 ailés chez cette espèce, avec un sexe-ratio de 1 mâle pour 1 femelle. Les conditions nécessaires à l'essaimage semblent moins favorables chez *P. militaris*: alors que des ailés sont bien présents chaque année dans les colonies, ceux-ci ne sortent qu'exceptionnellement. Les ailés obtenus lors des essaïmages de 1996 ont été utilisés pour fonder de jeunes colonies et le développement de celles-ci a été suivi pendant 3 ans. La mortalité des colonies fondatrices augmente très nettement chez les deux espèces lors de la reprise de l'alimentation, indiquant que la construction de la meule à champignon est un facteur critique pour les termites. La proportion des différentes castes varie au cours de la croissance des colonies, mais la proportion de soldats est toujours plus élevée chez *P. spiniger*. Les fondations de *P. militaris*, quant à elles, présentent une croissance plus rapide et un taux de survie plus élevé que celles de *P. spiniger*.

### **Incipient colony development and dispersal flight in laboratory colonies of the fungus-growing termites (*Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*)**

*P. spiniger* and *P. militaris* have a similar biology and compete for space in the sugar cane plantations of equatorial Africa. In order to better understand the factors that can play a role in this competition, we followed the development of these termite colonies in the laboratory. Colonies of *P. spiniger* and *P. militaris* were reared in laboratory for 11 and 7 years respectively. We obtained dispersal flights after 7 years for *P. spiniger* and 4 years for *P. militaris*. Conditions required for dispersal flight inside the laboratory seemed to be better for *P. spiniger* than for *P. militaris*. Though alates were observed inside the *P. militaris* nests every year, they dispersed only twice in 4 years. On the contrary, *P. spiniger* colonies produced both more alates and more dispersal flights with each successive year. We have obtained a total of 81,000 alates for this species, with an overall sex-ratio of 1 male for 1 female. Alates of both species were used to found incipient colonies and their development was followed over 3 years. There was a strong correlation between mortality and the beginning of foraging for both species, suggesting that the building of the fungus comb is a critical point in colony life. Caste proportion varied over the 3 years, but the proportion of soldiers remained higher in *P. spiniger*. *P. militaris* colonies developed faster and with a better survival than *P. spiniger* colonies.

---

### **Écologie comportementale de la fourmi *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini)**

**Daly-Schveitzer S.<sup>1</sup>, B. Schatz<sup>1</sup>, A. Cadena<sup>2</sup> & J.-P. Lachaud<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> L.E.C.A., ERS-CNRS 2041, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

<sup>2</sup> ECOSUR, Tapachula, Mexique

*Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith) est une fourmi ponérine néotropicale fréquente dans les plantations de café et de cacao du sud du Mexique. Elle nidifie dans des branches mortes au sol ou même dans la litière. La taille des colonies, généralement inférieure à 100 individus, varie de 15 à 400. Dans 82 % des colonies avec reine (n = 61), plusieurs femelles désaillées (2 à 14) sont présentes. L'analyse des différents paramètres ovariens enregistrés lors de la dissection de 38 reines provenant de 10 colonies polygynes montre qu'il s'agit bien de polygynie fonctionnelle : toutes possédaient une spermathèque pleine, 16 d'entre elles avaient pondu récemment (présence de corps jaunes) et, au total, 33 étaient physiologiquement fonctionnelles. L'observation détaillée, au laboratoire, du comportement social d'une colonie adulte (1 reine, 60 ouvrières) fait apparaître des caractéristiques

originales par rapport à ce qui a été décrit pour d'autres espèces de ponérines étudiées dans les mêmes conditions : a) le niveau d'activité général est très élevé, l'inactivité représentant à peine 4 % du profil comportemental de la colonie au lieu de 11 à 42 % pour les autres espèces ; b) l'investissement de la colonie est massivement orienté sur le couvain et concerne tous les individus de la colonie et pas seulement les spécialistes de cette tâche ; c) l'investissement dans le fourragement est extrêmement réduit et ne concerne que des individus-élites très fortement spécialisés. Le comportement prédateur fait appel à deux types de stratégies en fonction de la taille des proies : soit une stratégie individuelle pour des proies dont le poids ne dépasse pas 12 à 16 fois celui de la chasseuse, soit une stratégie collective pour des poids supérieurs. Dans ce dernier cas, une phase de recrutement intervient avec dépôt d'une piste chimique.

### **Behavioral ecology of the neotropical ant *Gnamptogenys sulcata* (Ponerinae, Ectatommini)**

*Gnamptogenys sulcata* (Fr. Smith) is a Neotropical ponerine ant common in coffee and cocoa plantations in Southern Mexico where it nests mostly in rotten wood or in the litter. Colony size ranges from 15 to 400 but frequently is under 100. Most queenright colonies (82%, n = 61) contain several dealated females (range: 2-14). All dealated females (n = 38) from ten polygynous colonies were dissected and the analysis of some ovarian variables showed that functional polygyny was concerned: all females had a full spermatheca, 16 had laid recently (yellow bodies present) and 33 were reproductively functional. The behavioral profile of an adult colony (1 queen, 60 workers) shows some original characteristics in relation to what has been reported for other ponerine ant species observed under the same experimental conditions: a) the general level of activity is very high, immobility accounting for only 4% of the colony behavioral profile instead of 11% to 42% for other species; b) the behavioral investment of the colony is strongly focused on brood care activities that are performed, more or less, by all the members of the colony and not only by a group specialized on that task; c) the investment in foraging is dramatically reduced and only performed by elite-specialists. According to prey size, two predatory strategies may be used: a solitary strategy for prey weighing up to 12-16 times the forager weight, or a collective strategy for heavier prey. In this case, a recruitment phase occurs involving a chemical trail laying.

---

### **Ultrastructure du "système malpighien" de *Microcerotermes* (Isoptera)**

**De Vos L. & J. Deligne**

*(Université Libre de Bruxelles)*

Chez *Cephalotermes rectangularis* et *Microcerotermes edentatus*, Noirot & al. (1967) ont décrit des particularités inhabituelles dans la morphologie des tubes de Malpighi (TM) et dans la cytologie du "segment mixte" du tube digestif. Ils montrent notamment que les 4 TM sont virtuellement fermés au niveau de leur attache avec le tube digestif, du moins chez *C. rectangularis*, les substances diffuseraient à travers la paroi des TM puis seraient pompées par l'épithélium endodermique du segment mixte. A la suggestion de M. Noirot nous avons repris l'étude ultrastructurale de ce "système malpighien". Nos premiers résultats indiquent que chez *Microcerotermes edentatus* : 1/ Les TM de chaque paire confluent en un tube proximal unique qui se rattache au segment mixte du tube digestif par un "nodule malpighien". 2/ La lumière du tube unique **se rétrécit puis se termine en**

**ampoule.** Dans aucune de nos coupes, elle ne montre de communication avec la lumière du tube digestif. 3/ Le "nodule malpighien" est entouré d'un manchon musculaire. Dans la partie adjacente au tube digestif il comporte une languette d'origine ectodermique (avec cuticule) et, du côté opposé, un ensemble de cellules d'origine endodermique. Dans sa partie proximale, les cellules perdent toute disposition épithéliale et forment un massif organisé de façon pseudo-concentrique. Ces cellules ne montrent pas de différenciations cytologiques suggérant l'existence d'un pompage actif vers le tube digestif. 4/ Dans des régions endodermiques plus distales du segment mixte les indices cytologiques d'un tel pompage sont clairement visibles.

### **Ultrastructure of the "malpighian system" of *Microcerotermes* (Isoptera)**

Noirot & al (1967) described unusual morphological and cytological peculiarities in the Malpighian tubules and the "mixed segment" of *Cephalotermes rectangularis* and *Microcerotermes edentatus*. They showed that at least in *C. rectangularis*, the 4 MT were occluded at the level of the digestive tract. They therefore postulated that the substances would diffuse through the MT wall and be pumped up by the adjacent endodermal epithelium of the mixed segment. This study re-examined this peculiar malpighian system with the electron microscope. Our preliminary observations on *Microcerotermes edentatus* show that: 1/ The MT of each pair merge at the proximal end into a single common tubule that attaches to the mixed segment of the digestive tract via a so called "malpighian nodule". 2/ None of the sections made indicate any communication between the lumen of the common tubule and the lumen of the digestive tube. The lumen of the common tubule **narrows gradually and end up into an ampulla** inside the nodule. The epithelium in the nodule loses its typical layering and cells adopt a complex pseudoconcentric pattern. 3/ The malpighian nodule is wrapped with a layer of muscular cells. In the region adjacent to the digestive tube it is limited by a thin strip of ectoderm with cuticle while on the opposite side it shows endodermal cells. There is no cytological evidence for those cells to be involved in any pumping activity into the digestive tube. 4/ In the more distant and distal portions of the mixed segment indications of intensive pumping activity are clearly visible.

---

### **Monopolisation de ressources par *Wasmannia auropunctata* au sein d'une myrmécofaune de forêt Néo-Calédonienne**

**Delsinne T.<sup>1</sup>, H. Jourdan<sup>2</sup> & J. Chazeau<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Laboratoire Zoologie Appliquée, IRD, BP A5, 98948 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

<sup>2</sup> Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, CNRS UMR 5550, Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse

La cohabitation entre espèces au sein d'une myrmécofaune est régie par un équilibre complexe d'interactions, conditionné en particulier par les stratégies d'exploitation des ressources. Nous présentons ici une évaluation de la colonisation d'appâts, déposés selon un gradient d'invasion du milieu par *Wasmannia auropunctata*. Des fronts d'invasion peuvent être observés, du fait de l'unicolonialité caractéristique des "tramp species". Le suivi au cours du temps de la colonisation des appâts permet d'apprécier le partage des ressources au sein de la guildes des fourmis. Lorsque *W. auropunctata* est présente, on observe généralement une monopolisation rapide et durable des

appâts. Parfois, on observe une cohabitation furtive avec de rares espèces, elles-mêmes introduites, dont les effectifs restent toujours faibles. En absence de l'envahisseur, la myrmécofaune observée sur la ressource est plus diversifiée et on observe des coexistences et des successions d'espèces. Ces résultats soulignent que *W. auropunctata* peut rompre le "trade off" (corrélacion négative) entre capacité à découvrir une ressource et capacité à l'exploiter, exprimé par la plupart des espèces de fourmis. L'agressivité et la dominance numérique qu'autorise le système unicolonial permettent une domination exclusive de cet envahisseur : le partage de ressources (donc de niche) n'est plus possible. Cette caractéristique se rencontre chez d'autres "tramp species" qui sont elles aussi capables de rompre ce "trade-off", en particulier *Linepithema humile*. L'observation de cette convergence et de ses conséquences permet de mieux comprendre le succès colonisateur de ce groupe fonctionnel.

### **Resource monopolization by the tramp ant *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian dry forest ant community**

Cohabitation between ant species is ruled by a complex balance of interactions, under the control (among others) of resources exploitation strategies. Here we present the results of an assessment of bait colonization through time, along an invasive gradient with *W. auropunctata* (unicolonial system expressed by tramp species allows to observe discrete frontlines). When *W. auropunctata* is present, there is a fast and durable conquest of the baits. We seldom observed very short cohabitations with rare specimens of few exotic species. When *W. auropunctata* is absent a more diverse myrmecofauna can be observed, with species cohabitation and succession on baits. These results point out the little fire ant ability to break down the classical trade-off between resource discovering and resource monopolization capabilities, as expressed by ant species. Aggressivity and outnumbering (allowed by unicolonial system) give an exclusive domination capability to *W. auropunctata*. Resource sharing (i.e. niche sharing) is no more allowed. This capability appears as a convergence with other tramp species, like *Linepithema humile*. These observations contribute to a better understanding of the invasive success of the tramp species functional group.

---

### **Étude de l'influence du marquage territorial sur l'agrégation chez la fourmi *Lasius niger* (L.)**

**Depickere S.<sup>1,2</sup>, J.-L. Deneubourg<sup>1</sup> & C. Detrain<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique*

<sup>2</sup> *Université de Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France*

L'influence du marquage territorial sur la dynamique d'agrégation a été étudiée chez *Lasius niger*. 20 fourmis prélevées à l'extérieur du nid ont été placées dans un bac contenant deux tubes. Ces derniers étaient soit vierges, soit marqués par la colonie testée, soit marqués par une colonie étrangère. Nous avons pu mettre en évidence que les fourmis préfèrent s'agréger sur un lieu marqué plutôt que sur un lieu vierge, démontrant ainsi l'existence d'un marquage territorial. L'origine du marquage influence l'agrégat : après une attraction identique, le tube marqué par une colonie étrangère voit son nombre de fourmis décroître. Ce résultat suggère l'existence d'un marquage spécifique à la colonie. Des processus d'interattraction et d'amplification ont été mis en évidence. Afin de comprendre comment le choix d'un site d'agrégation s'effectue, nous avons étudié les

comportements individuels des fourmis. Les valeurs des paramètres ont ensuite été intégrés dans un modèle multi-agents. La dynamique collective a alors été comparée à celle observée au niveau expérimental.

### **Influence of the odours of the conspecifics on the aggregation in the ant *Lasius niger***

The influence of the odours of conspecifics has been studied in the ant *Lasius niger*. 20 ants have been taken in the area around the nest. They were placed in a box which contained two tubes. These could be clean (without ants odours), conditioned with colony odours or conditioned with odours of an another colony of the same species. We showed that ants preferred to aggregate on a conditioned site than on a clean one. This result confirms that ants layed marks when they explore their environment. The origin of the odours has an influence on aggregation. After an identical attraction, the ants number in the tube conditioned by an another colony decreased. So we can think that odours are colony-specific. Interattraction phenomena have also been showed in our experiments. This research was completed by a study of the individual behaviours in order to understand how the choice between the two sites could be made. The values of individual parameters have been integrated in a Monte-Carlo simulation. Theoretical results have been compared with experimental data.

---

### **Estimation de la taille des populations récoltantes de termites par prélèvement continu : une alternative aux méthodes de marquage-recapture**

**Evans T. A.**

*CSIRO Division of Entomology, Clunies Ross Street, Canberra, A C T, 2601 Australia*

Comme il n'existe pas de meilleure méthode, la taille des populations récoltantes des termites souterrains est habituellement estimée par des techniques de marquage-recapture malgré de sérieux défauts. Une alternative, le prélèvement continu, a été testé simultanément en parallèle avec le marquage-recapture chez *Coptotermes lacteus* (Rhinotermitidae), une espèce de termite souterrain à nids épigés. Des colonies de deux habitats perturbés ont été étudiées: une plantation avec de grandes quantités de bois et des terres défrichées cultivées avec peu de bois. Pour une même colonie, les estimations basées sur le marquage-recapture ont largement varié, jusqu'à plus de 2 ordres de grandeur, d'un prélèvement hebdomadaire à l'autre. Le même degré de variation fut observé entre colonies. Les estimations de population par marquage-recapture se sont révélées très différentes selon les biotopes, les colonies de la plantation variant de 40.000 à 4 millions d'individus et celles des terres défrichées de 1,5 à 53 millions d'individus. La méthode par prélèvement continu a donné des estimations de - 22.000 à 26.500 individus dans les plantations, de 1.300 à 164.000 individus dans les zones défrichées. Les colonies avec des estimations de populations négatives ou très faibles n'étant pas conformes aux hypothèses furent invalidées, la plupart des termites n'ayant pas rétabli le contact avec les pièges. Ceci s'est produit plus fréquemment dans la plantation (4 colonies sur 6) que dans la zone cultivée (une colonie sur 6). Des 2 méthodes, seule la méthode de prélèvement continu utilisée dans la zone défrichée cultivée a fourni des estimations satisfaisantes car dans ce cas les termites ont toujours re-connecté les pièges, peut-être en raison de la rareté des sources alternatives de nourriture. Peut-être est ce uniquement dans ces conditions que des

estimations raisonnables de population peuvent être obtenues, les termites montrant alors une tolérance plus grande à la perturbation causée par l'échantillonnage, perturbation qui est normalement évitée par ces insectes souterrains et secrets.

### **Estimating termite foraging population size using constant removal - an alternative to mark-recapture protocols**

Forager population size of subterranean termites is usually estimated using mark-recapture protocols, despite their serious flaws and violations of assumptions, as there is no better method. One alternative, constant removal, was tested simultaneously with mark-recapture using *Coptotermes lacteus* (Rhinotermitidae), a species of mound-building, subterranean termite. Colonies in two disturbed habitats were studied: a plantation with large amounts of wood, and cleared farmland with little wood. The mark-recapture estimates varied widely: within colonies they could vary over two orders of magnitude at each weekly sample; a similar level of variation was found between colonies. Mark-recapture population estimates were starkly different between habitats; plantation colonies ranged c. 40 thousand – 4 million, whereas those in cleared farmland ranged c. 1.5 – 53 million). The constant removal method produced population estimates of –22,000 to 26,500 in the pine plantation, and 1300 – 164,000 in farmland. Colonies with negative or very low population estimates did not meet assumptions and were invalid; most importantly termites did not re-establish contact with bait drums used for sampling. This occurred more frequently in the plantation (four of six colonies) than in the farmland (one of six colonies). Of the two methods in the two habitats, only constant removal in cleared farmland produced estimates in an appropriate range; here termites always re-established contact in bait drums, perhaps due to the scarcity of alternate, less disturbed food sources. Perhaps it is only under such conditions that reasonable population estimates can be obtained due to greater tolerance of disturbance caused by sampling – which is normally avoided by these cryptic subterranean insects.

### **Étude comparée de la faune de fourmis en région amazonienne**

**Fourcassié V.<sup>1</sup>, S. Ketelhut<sup>2</sup>, C. Fontella<sup>2</sup> & A. Loureiro Henriques<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> Université Paul Sabatier, LEPA, CNRS FRE 2041, Toulouse, France

<sup>2</sup> Universidade Federal do Pará, Dept de Psicologia Experimental, Belém PA, Brésil

La biodiversité de la faune de fourmis dans le nord du Brésil (2° 59' S, 47° 31' W) a été étudiée par la méthode des appâts et des pièges au cours du mois de juillet 1997 (début de saison sèche) dans une région qui a subi une déforestation intense au cours des 30 dernières années. Trois biotopes ont été échantillonnés : forêt primaire, forêt secondaire, interface forêt primaire/pâturages abandonnés. Les appâts étaient déposés sur le sol dans la journée et constitués de pâté ou de pulpe de fruit. Au total 32 espèces ont été prélevées sur les appâts et 61 dans les pièges. L'échantillon récolté dans les pièges en forêt primaire présente la diversité spécifique la plus importante (42 sp), suivi de celui récolté dans la zone située en bordure de pâturages (35 sp) puis de celui récolté en forêt secondaire (30 sp). Les appâts déposés en forêt primaire sont rapidement consommés sans qu'une forte compétition se produise. En bordure de pâturage en revanche les appâts sont vite monopolisés par un petit nombre d'espèces à fort pouvoir de recrutement (ex : *Solenopsis*). Les espèces " spécialistes " observées sur un seul type d'appâts sont trois fois plus nombreuses que les espèces " généralistes " observées indifféremment sur l'un ou l'autre des appâts.



## **A comparative study of the ant fauna in the Amazonian region**

The biodiversity of the ant fauna was studied in July 1997 (beginning of dry season) using pitfall traps and baits in northern Brazil (2° 59' S, 47° 31' W), in a region which has been subject to an intense deforestation during the last 30 years. Three biotopes were sampled: primary forest, secondary forest, limit between primary forest and abandoned pastures. Baits were deposited on the ground during the day and consisted of either pate or fruit pulp. A total of 32 species was collected on the baits and 61 in the pitfalls. The highest species diversity was found in the sample collected in primary forest (42), followed by those collected at the limit of abandoned pastures (35) and in secondary forest (30). The baits deposited in primary forest were rapidly consumed and no strong competition occurred between species. At the boundary of abandoned pastures however the baits were quickly monopolized by a small number of species performing mass recruitment, e.g. *Solenopsis*. The "specialist" species observed exclusively on one type of baits were three times more numerous than the "generalist" species observed on both types of baits.

---

## **Application d'un échantillonnage aléatoire stratifié pour l'étude de la distribution des fourmis des bois**

**Freitag A.<sup>1</sup> & A. Guisan<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Musée cantonal de Zoologie, CP 448, 1000 Lausanne 17, Suisse

<sup>2</sup> Centre suisse de cartographie de la faune, Terreaux 14, 2000 Neuchâtel, Suisse

Dans les études écologiques, la planification de la collecte des données sur le terrain est une étape déterminante. Une stratégie d'échantillonnage bien planifiée permet une analyse optimale des données et leur modélisation par des outils statistiques performants (p. ex. modèles linéaires généralisés). Pour étudier la distribution de 4 espèces de fourmis des bois (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*) dans le canton de Vaud, en Suisse, nous avons mis en place un échantillonnage aléatoire stratifié. L'échantillonnage des stations à visiter a été stratifié selon 4 gradients environnementaux susceptibles d'affecter la distribution des espèces étudiées: (i) l'altitude (400-800 m, 800-1200 m, 1200 m-limite supérieure des forêts), (ii) la pente (1-20°, 25-45°), (iii) l'exposition (tendance sud-est, tendance nord-ouest) et (iv) la position par rapport à la forêt (en forêt / en lisière). La combinaison de ces variables a permis de définir 24 situations environnementales (= strates). Pour chaque strate environnementale, 10 stations ont été choisies aléatoirement. Le plan d'échantillonnage a été réalisé au moyen d'un système d'information géographique (SIG). Sur le terrain, chaque station (1 ha) a été soigneusement explorée selon un parcours standard pour recenser les espèces présentes et la densité de fourmilières. L'analyse des données collectées permettra de tester quelles variables environnementales ont une influence sur la distribution des différentes espèces de fourmis des bois, puis d'ajuster un modèle statistique permettant de prédire leur domaine potentiel de distribution.

## **Random-stratified sampling design for the study of wood ants distribution**

Designing the sampling of data in the field is a very important stage in ecological studies. A well-designed sampling strategy allows an optimal use of the data collected and their modeling through using powerful statistical analyses. We had recourse to a random-stratified sampling to study the



distribution of four wood ant species (*Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*) in the Canton de Vaud, Switzerland. The stations were sampled according to a random-stratified sampling based on four environmental gradients considered a priori as important for explaining the distribution of the species: (i) elevation (400-800 m, 800-1200m, 1200 m-upper limit of forest), (ii) slope angle (1-20° or 25-45°), (iii) slope aspect (south-east trend or north-west trend) and (iv) the location as regards the forest (forest or edge). Twenty-four different environmental situations (= strata) were defined by combining these variables. Ten samples were then randomly selected from each environmental stratum. The random-stratified sampling was performed using a geographic information system (GIS). In the field, each station (1 ha) was carefully inspected to locate and identify all wood ant nests. The analysis of the data will allow to test which environmental factor has an influence on the distribution of the species, and then to fit a predictive habitat distribution model for each species.

---

## Étude des structures internes des nids de termites par analyse d'image

Hervier B., G. Josens, J. Deligne, E. Terwinghe & T. Leloup

Département de Biologie Animale, Université Libre de Bruxelles, CP 160/13, Av. F. D. Roosevelt, 50, B – 1050 Bruxelles

Les " photographies " des nids de termites par tomographie sont soumises à une analyse d'image par ordinateur (logiciel original). L'objectif de ces analyses est de réunir et de comparer des descriptions quantifiées de la structure interne des nids. Sur la base de ces données, nous pouvons estimer par exemple le nombre, la taille et la forme des cellules, la proportion de vide (ou volume utile), de plein (ou volume des matériaux de construction) et la surface de paroi interne utile dont les termites disposent dans leur nid. Les nids des espèces suivantes ont été examinés :1) les nids en carton de *Microcerotermes parvulus*, *M. fuscotibialis*, *Cephalotermes rectangularis*, *Nasutitermes arborum*, 2) les nids en terre de *Cubitermes crenulatus*, *C. fungifaber*, *Procupitermes sjoestedti*, *Noditermes aburiensis*, *N. cristifrons*, *Acnidotermes praus*, *Astalotermes quietus*, et *Trinervitermes geminatus*. Diverses hypothèses ont été testées, notamment : les nids en carton offrent plus de volume utile que les nids en terre, les nids en carton offrent plus de surface interne utile que les nids en terre, les nids arboricoles contiennent moins de matériaux que les nids terricoles.

### Study of inner structures of termite mounds by image processing.

Pictures of termite mounds got by tomography were analysed with a computer image processor (original software). The aim of these analyses is to gather and compare quantified descriptions of the inner mound structures. From these data, it is possible to infer e.g. the number and size of chambers, the proportions of void (useful volume) and solid (volume of building material) and the useful inner wall area that are available to the termites within their mounds. The following species have been investigated : 1) carton nests of *Microcerotermes parvulus*, *M. fuscotibialis*, *Cephalotermes rectangularis*, *Nasutitermes arborum*, 2) earth mounds of *Cubitermes crenulatus*, *C. fungifaber*, *Procupitermes sjoestedti*, *Noditermes aburiensis*, *N. cristifrons*, *Acnidotermes praus*, *Astalotermes quietus*, and *Trinervitermes geminatus*. Various hypotheses have been tested, especially - the useful

volume is larger in carton nests than in earth mounds; - the useful inner area is larger in carton nests than in earth mounds; - arboreal nests hold less material than terrestrial mounds.

---

### **Morphologie fonctionnelle des nids de *Noditermes* (Isoptera)**

**Iniesto P., J. Deligne, G. Josens, J. Verbanck & P. Verboonen**

*Département de Biologie animale, CP 160/11, Université Libre de Bruxelles, 50 av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles*

Ce travail s'inscrit dans une étude morphologique comparative des nids de termites entamée en 1995 (Deligne et al.) et basée sur des coupes sériées. Ces coupes, obtenues soit par tomographie computerisée soit à l'aide d'une scie diamantée, permettent une reconstruction tridimensionnelle des nids. L'étude de *Noditermes aburiensis* et de *N. cristifrons* montre les faits suivants. 1/ Certaines techniques de la construction et de l'agrandissement du nid sont lisibles dans la structure fine des parois et dans la disposition des cellules. 2/ Les nids sont formés de cellules disposées en étages plus ou moins réguliers. 3/ Les cellules communiquent entre elles par des orifices calibrés. Ces orifices se prolongent fréquemment par des tubes soit horizontaux, de quelques mm de long, soit verticaux, qui atteignent jusqu'à 5 cm chez *N. cristifrons*. 4/ Les cellules périphériques communiquent dans une proportion moindre avec leurs voisines que les cellules intermédiaires ou centrales. Les cellules périphériques et intermédiaires communiquent principalement avec des cellules du même étage alors que les communications verticales sont relativement plus abondantes dans la partie centrale du nid. Chez *N. cristifrons* le centre du nid est parcouru par des faisceaux de tubes calibrés qui relient entre eux des étages directement voisins ou même plus éloignés l'un de l'autre. La genèse de ces structures et leur interprétation fonctionnelle sont discutées.

### **Functional morphology of *Noditermes* mounds (Isoptera)**

This work is part of a comparative study of termite nests started in 1995 (Deligne et al.) based on serial sections. These sections are got by either computerised tomography or by a diamond blade. They allow a 3-D visualisation of the nests. The study of *Noditermes aburiensis* and *N. cristifrons* mounds shows the following points. 1/ Some building and enlargement techniques can be deduced from the fine structure of the walls and from the layout of the chambers. 2/ In the mounds chambers are arranged in more or less regular levels. 3/ Chambers communicate with one another through calibrated openings. The latter are frequently extended with either some mm-long horizontal tubes or vertical ones that reach 5 cm in *N. cristifrons*. 4/ Outer chambers communicate less with their neighbours than intermediate or inner chambers do. Outer and intermediate chambers communicate mainly with chambers of the same level whereas vertical communications are comparatively more abundant in the core of the mound. In *N. cristifrons* the core of the mound is filled with bundles of calibrated tubes that connect two levels next to each other or even more distant ones. The elaboration of those structures and their functional interpretation are discussed.

---

### **Dynamique d'agrégation chez *Blattella germanica***

**Jeanson R.<sup>1</sup>, C. Rivault<sup>2</sup>, J.-L. Deneubourg<sup>3</sup> & G. Theraulaz<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>ERS CNRS 2041, Laboratoire d'Ethologie et Cognition Animale, Université P. Sabatier, 118 Route de Narbonne, 31062 TOULOUSE Cedex, France.

<sup>2</sup>UMR CNRS 6552, Laboratoire d'Ethologie-Ecologie-Evolution, Campus de Beaulieu, Université de Rennes I, 35042 RENNES Cedex, France.

<sup>3</sup>CENOLI, CP 231, ULB, Bd du Triomphe, B-1060 BRUXELLES, Belgique.

L'agrégation, phénomène largement répandu dans les sociétés d'invertébrés, peut se manifester en réponse aux hétérogénéités de l'environnement et/ou par interattraction. Afin de déterminer l'influence relative de la composante sociale dans la dynamique d'agrégation, des expériences sont réalisées dans un dispositif expérimental homogène en modifiant la densité d'individus. Une première étape conduit à une dispersion radiale résultant de l'association d'un comportement de fuite et d'un thigmotactisme aboutissant à une répartition homogène des individus à la périphérie de l'arène. Cette phase préliminaire n'est pas affectée par la densité d'individus. La deuxième étape correspond à la réorganisation angulaire des larves à la périphérie de l'arène aboutissant à la formation d'agrégats. Parallèlement à la description du niveau collectif, nous nous sommes intéressés à l'analyse des comportements individuels. Cette démarche nous permet de faire le lien entre les comportements individuels et leurs conséquences au niveau collectif sur la dynamique d'agrégation. Nous montrons que celle-ci résulte de processus d'interattraction et d'amplification.

#### **Dynamic of aggregation in *Blattella germanica***

Aggregation is widely widespread in invertebrates societies. It can appear in response to environmental heterogeneities and/or by interattraction between individuals. In order to determine the influence of the interaction between cockroaches on the dynamic of aggregation, experiments were realized in a homogeneous experimental apparatus with different densities. A first step leads to the radial dispersion of larvae resulting from flight and thigmotactic behaviours, the consequence of the process being a homogeneous repartition of larvae at periphery of arena. A second step corresponds to the angular reorganization of larvae leading to the formation of aggregates. In parallel to description of the dynamics at the collective level, we analysed individual behaviours. With this approach it is possible to link individual behaviours with the dynamics of aggregation at the collective level. We show that it could be explained in terms of amplification and interattraction mechanisms.

---

#### **Effets des nids de Macrotermitinae souterrains sur les stratégies racinaires et la répartition des herbacées de savane**

**Jouquet P. & M. Lepage**

*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire d'Ecologie, UMR 7625  
46, rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05*

Les Macrotermitinae ou termites champignonnistes, de par leurs besoins écologiques, influencent à différentes échelles le fonctionnement de l'écosystème savane. Une des conséquences de la

symbiose termite-champignon est la réalisation de structures particulières telles que les chambres à meule pour les espèces endogées. L'enrichissement en éléments fins (argile, limons fins) et en carbone (salive) facilement assimilable par la microflore entraîne dans leur paroi un enrichissement en azote minéral (jusqu'à potentiellement trois fois la teneur du sol témoin). Par leur stimulation du métabolisme microbien et leur enrichissement en azote minéral, ces chambres à meule constituent des taches de nutriments dans le profil de sol. La résultante de ce phénomène est une exploitation de ces sites actifs par les herbacées de la savane. Elle se manifeste par une stratégie racinaire et une croissance différentielle des différentes parties de la plante. A l'échelle de l'écosystème, une analyse des interactions entre plantes et chambres à meule (tests de répartition spatiale sur le terrain) met en évidence une association étroite entre certaines espèces herbacées et les nids des champignonnistes. Par leurs actions sur le sol, les termites champignonnistes créent une hétérogénéité spatiale de la disponibilité en nutriments, ce qui a vraisemblablement pour conséquence indirecte une influence sur la diversité et la distribution spatiale des plantes de l'écosystème savane.

### **Effects of Macrotermitinae underground nests on the root strategy and the savanna herbaceous distribution**

Macrotermitinae or fungus-growing termites, through their ecological needs, influence at different scales the savanna ecosystem functioning. One consequence of the termite-fungus exo-symbiosis is the realization of special structures as fungus comb chambers in underground species. Enrichment in fine particles (clay, silt) and in carbon (saliva) easily assimilated by microflora lead to a mineral nitrogen enrichment (up to three times the content of the control soil). Through stimulation of microflora metabolism and their enrichment in mineral nitrogen, the wall of the fungus comb chambers constitutes some nutrient rich patches in the soil profile. As a consequence we observed associated with these structures an active root strategy and a modification of the root/shoot ratio. At ecosystem scale, positive relationships were obtained between plants and fungus comb chambers (spatial analyses tests). Through their actions on soil, the fungus-growing termites establish a spatial heterogeneity on nutrients availability that could indirectly influence the diversity and spatial distribution of the herbaceous species in savanna ecosystem.

---

### **Diversité de la myrmécofaune (Ponerinae et Cerapachyinae) dans les agro-écosystèmes de café et cacao au Mexique**

**Lachaud J.-P.<sup>1,2</sup> & A. García Ballinas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> L.E.C.A., ERS-CNRS 2041, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

<sup>2</sup> ECOSUR, Tapachula, Mexique

Bien que la myrmécofaune tropicale présente une grande diversité d'espèces, elle a été jusqu'ici très peu étudiée au Mexique. Ainsi, pour le Chiapas, le plus vaste état de la zone néotropicale du sud du Mexique, la plus récente étude sur le sujet (1996) ne fait mention que de 18 espèces appartenant aux sous-familles Ponerinae et Cerapachyinae, sur les 55 rapportées pour l'ensemble du Mexique. Dans le cadre d'études visant à établir l'importance de l'impact de prédation des fourmis ponérines dans les agro-écosystèmes de café et cacao du Soconusco, principale zone agricole du Chiapas, un

grand nombre de récoltes ont été réalisées au cours des cinq dernières années nous permettant de présenter une liste plus actualisée des espèces de ces deux sous-familles. Sur un total de plus de 15 000 exemplaires, dont les deux tiers environ ont été examinés jusqu'à présent, 27 espèces de Ponerinae et Cerapachyinae, réparties en 12 genres, ont pu être séparées, représentant plus de 70% des espèces (n = 37) de ces deux sous-familles connues actuellement pour l'ensemble de l'état. Près de la moitié de ces espèces sont rapportées pour la première fois pour le Chiapas. Bien que l'on ne puisse avoir une idée exacte de la richesse de la myrmécofaune en zone de forêt du fait du manque de données pour ce type de biotope, la diversité en espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae dans les agro-écosystèmes de café et de cacao, apparaît exceptionnellement importante par rapport à ce qui est connu dans d'autres régions d'Amérique Centrale. Ces données semblent renforcer l'hypothèse selon laquelle, dans les zones tropicales fortement perturbées par l'activité humaine, certains agro-écosystèmes pourraient jouer le rôle de "réservoirs" de la biodiversité du fait de l'utilisation de techniques agricoles traditionnelles (associées à l'utilisation de la polyculture et d'une grande variété d'arbres assurant l'ombrage), moins dommageables pour l'environnement.

### **Biodiversity of the ant fauna (Ponerinae and Cerapachyinae) in Mexican Coffee and cocoa agroecosystems**

Despite the great diversity of species reported for tropical regions, ant fauna was poorly studied in Mexico. In Chiapas, the largest Mexican State of the Neotropical southern zone, the more recent review in 1996 reported only 18 species of ponerine and cerapachyine ants out of 55 known for Mexico. Within the framework of field studies aimed to evaluate the impact of the predatory behavior of ponerine ants in coffee and cocoa agroecosystems of the Soconusco, the main agricultural region of Chiapas, numerous collections were performed during the 5 last years. They allowed us to bring up to date a more representative list of species for both subfamilies. More than 15 000 samples were collected, out of which 66% were examined. Until now, we recognized 27 ponerine and cerapachyine ant species, distributed in 12 genera, nearly half of them being reported for the first time for Chiapas. These species account for 70% of all species (n = 37) of both subfamilies reported for the whole State of Chiapas at the present time. Even if the species richness of the ant fauna in Southern Mexican rain forests remains almost unknown, such species diversity in coffee and cocoa agroecosystems looks exceptionally important by comparison with what is known for other agroecosystems of Central America. These data tend to support the hypothesis that, in tropical zones strongly disturbed by human activity, some agroecosystems may serve as 'biodiversity reservations' due to the use of traditional agricultural practices (associated with the use of mixed farming and a variety of shadow trees), less damaging for the environment.

---

### **Fourmis ponérines associées aux parasitoïdes du genre *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae)**

Lachaud J.-P.<sup>1</sup>, G. Pérez-Lachaud<sup>2</sup> & J.M. Heraty<sup>3</sup>

<sup>1</sup> L.E.C.A., ERS-CNRS 2041, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France

<sup>2</sup> ECOSUR, Tapachula, Mexique

<sup>3</sup> Department of Entomology, University of California, Riverside, U.S.A.

Les guêpes eucharitides de la sous-famille des Eucharitinae sont des parasitoïdes spécifiques de diverses espèces de fourmis. Bien que le genre *Kapala* Cameron soit le plus fréquent des 7 genres d'Eucharitinae connus en Amérique Centrale, les informations concernant sa biologie et son comportement restent très réduites et les deux seuls hôtes connus se réfèrent à des fourmis ponérines de grande taille : *Odontomachus insularis* et *Pachycondyla crassinoda*. Au cours de plusieurs campagnes de récoltes de colonies de ponérines, menées pendant 5 ans dans le sud du Mexique, la dissection de tous les cocons rencontrés et l'examen sous loupe binoculaire d'un échantillonnage ou de la totalité des larves, ont été réalisés de façon systématique. Sept nouvelles espèces hôtes ont ainsi pu être mises en évidence : deux du genre *Odontomachus* Latreille (*O. laticeps* et *O. opaciventris*), une du genre *Pachycondyla* Fr. Smith (*P. stigma*) et quatre autres appartenant à deux genres nouveaux en tant qu'hôtes : *Gnamptogenys* Roger (*G. regularis*, *G. striatula* et *G. sulcata*) et *Ectatomma* Fr. Smith (*E. ruidum*). Le taux de parasitisme est faible dans la plupart des cas, mais pour certaines associations, comme celle concernant *K. sulcifacies* et *E. ruidum*, il peut atteindre des valeurs très importantes : sur 194 colonies complètes d'*E. ruidum* récoltées au cours d'une seule année, près de 66 % contenaient un ou plusieurs parasitoïdes. À la différence de la majorité des autres genres d'eucharitides qui présentent une gamme réduite d'hôtes potentiels, la diversité de genres hôtes rencontrée pour *Kapala* et le fait que ces genres hôtes soient parmi ceux de ponérines du continent américain qui présentent la distribution la plus importante, pourraient expliquer la prédominance de ce genre d'Eucharitinae en Amérique Centrale.

#### **Ponerine ants associated with parasitoid wasps of the genus *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae)**

Eucharitid wasps of the subfamily Eucharitinae are species specific parasitoids of various ant species. Although the genus *Kapala* Cameron is the most common of the seven eucharitine wasp genera known for Central America, information dealing with both its biology and behavior is very scarce. The only host species reported until now concerned two large ponerine ant species: *Odontomachus insularis* and *Pachycondyla crassinoda*. Various field collections of ponerine ant colonies were performed over 5 years in Southern Mexico. The dissection of all the cocoons collected and the examination through a dissecting microscope of the totality or of a sample of larvae were systematically realized. Seven new associations have been recorded, all involving ponerine ant species: two of the genus *Odontomachus* Latreille (*O. laticeps* and *O. opaciventris*), one of the genus *Pachycondyla* Fr. Smith (*P. stigma*) and four others belonging to two new host genera: *Gnamptogenys* Roger (*G. regularis*, *G. striatula* and *G. sulcata*) and *Ectatomma* Fr. Smith (*E. ruidum*). The rate of parasitism is reduced in most of the cases but, for some associations like that concerning *K. sulcifacies* and *E. ruidum*, it can reach considerable values. Out of 194 complete colonies of *E. ruidum* collected over a one-year period, almost 66% contained one or more parasitoid wasps. In contrast with most of the other eucharitid genera which present a limited range of potential hosts, the diversity of ant host genera found for *Kapala*, combined with the fact that these ant species are the most widely distributed among New World ponerine ants, could account for the dominance of the genus *Kapala* among the eucharitine wasps of Central America.

---

#### **Une étude comparative entre *Reticulitermes santonensis* et *R. lucifugus grassei***

**Lainé L.V., R.H.J. Verkerk & D.J. Wright**

*Imperial College, Biology Department, Silwood Park, Ascot, SL5 7PY, UK*

La découverte récente d'une colonie de *R. lucifugus grassei* dans le sud de l'Angleterre a suscité des inquiétudes. En effet, le climat anglais était considéré jusqu'à présent comme une barrière naturelle à l'introduction des colonies de termites. Cette affiche décrit l'étude de la biologie de deux espèces de *Reticulitermes*, *R. santonensis* et *R. lucifugus grassei*, et particulièrement leur risque d'établissement au Royaume Uni. La prolifération des termites est considérée comme largement liée à l'influence humaine, particulièrement en ce qui concerne *R. santonensis*. Les deux espèces étudiées sont présentes en France et représentent donc le risque le plus immédiat pour le Royaume Uni en terme de distance. Le travail comprend l'étude du nombre minimum de termites nécessaire pour l'établissement d'une colonie, ainsi que des facteurs biotiques et non-biotiques. Les taux de développement et de reproduction seront étudiés dans de futures expérimentations. L'affiche contiendra une vue d'ensemble du projet et présentera des résultats préliminaires sur la préférence en cellulose respective des deux espèces.

### **A comparative study between *Reticulitermes santonensis* and *R. lucifugus grassei***

The recent discovery of a *R. lucifugus grassei* colony in the south of England has caused concern as the UK climate was previously thought to provide a barrier to termite introduction. The study described in this poster is part of a PhD project looking at the biology of two *Reticulitermes* species namely, *R. santonensis* and *R. lucifugus grassei*, with special reference to the risk of establishment in the UK. The spread of termites spread is thought to be largely influenced by man, especially as far as *R. santonensis* is concerned. Both the species studied are present in France and therefore pose the closest risk to the UK, in terms of distance. In the present work, the minimum number of termites required for establishment of a colony is being investigated, together with other biotic and abiotic factors. Developmental and reproductive rates will also be looked at in future experiments. The poster will contain a general overview of the work being conducted over this three year project and initial results of experiments involving the cellulose preference of each of the above termite species.

---

### **Comportement de recherche de nourriture après le recrutement chez la fourmi *Lasius niger***

**Le Breton J. & V. Fourcassié**

*Université Paul Sabatier, Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS FRE 2041, Toulouse, France*

Chez *Lasius niger* le recrutement alimentaire se fait par l'intermédiaire d'une piste chimique tracée vers le nid par l'ouvrière qui a découvert une source de nourriture. Une fois dans le nid, l'ouvrière recruteuse rentre en contact avec une ou plusieurs de ses congénères et déclenche leurs sorties. L'objectif de notre travail était double : 1) vérifier si, comme chez d'autres espèces, les trajectoires de recherche des **ouvrières recruteuses** retournant sur le site alimentaire après retrait de la nourriture sont corrélées au type et à la qualité de la source de nourriture qu'elles ont découverte 2) mettre en évidence si une telle corrélation existe aussi chez les **ouvrières recrutées**, ce qui signifierait qu'un transfert d'information relative aux caractéristiques de la source de nourriture a lieu au moment du recrutement. Les résultats montrent que les trajets de recherche des ouvrières recruteuses dépendent plus du type que de la qualité de la source de nourriture découverte : la



recherche apparaît plus concentrée sur le lieu où la source a été trouvée si la nourriture est de type sucre que si elle est de type protéine. Les ouvrières recrutées vers une source de sucre ont quant à elles un trajet plus sinueux que celles recrutées vers une source de protéine.

### **Food searching behavior after recruitment in the ant *Lasius niger***

After a worker of *Lasius niger* has found a food source, it lays down a chemical trail on its way back to its nest and, once in the nest, triggers the exit of one or more nestmates by establishing contact with them. The aim of our work was twofold. First, we wanted to check whether, as in other species of ants, the search trajectory of a **recruiting worker** returning to a prior food location after the withdrawal of the food depends on the type and quality of the resource it has discovered. Second, we wanted to examine whether such a correlation also exists in **recruited workers**. This would mean that some kind of information relative to the characteristics of the food is conveyed during recruitment. Our results show that the search trajectories of recruiting workers depend more on the type than on the quality of the food they have discovered: the search is more concentrated around the prior food find when the food is a solution of sugar than when it is a prey. As for the recruited workers, their trajectories were more sinuous when the food they were recruited to was a source of sugar than when it was a source of protein.

---

### **Stratégies de reproduction chez deux espèces jumelles de Fourmis des bois**

**Maeder A.<sup>1</sup> & D. Cherix,<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> Institut d'Ecologie, Zoologie et Ecologie Animale, Univ Lausanne, Bât de Biologie, 1015 Lausanne, SUISSE

<sup>2</sup> Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, SUISSE

La description récente d'une nouvelle espèce de fourmi des bois *Formica paralugubris*, espèce jumelle et sympatrique de *Formica lugubris*, dans le Jura Suisse (Seifert, 1996) nous a conduit à étudier leurs stratégies de reproduction. Selon Cherix et al., (1991) *F. paralugubris* présente deux stratégies d'accouplement. La première se déroule dans le nid sans vol nuptial alors que la deuxième consiste en un vol nuptial vers des places d'accouplement où les femelles présentent un "female calling syndrome" typique. Seule une faible proportion des femelles participe à cette seconde stratégie. Selon nos résultats préliminaires, *F. lugubris* est caractérisée par un plus faible degré de polycalisme et probablement un faible degré de polygynie (B. Seifert, com. pers. Maeder et Cherix, non publié). D'après ces conditions, *F. lugubris* devrait utiliser une dispersion à longue distance. Nous avons réalisé des tests d'accouplement à partir de sexués mâles et femelles prélevés à la surface des nids des deux espèces. Dans le cas de *F. lugubris*, moins de 5 % des femelles se sont accouplées contre plus de 70 % chez *F. paralugubris*. D'autres expériences ont porté sur la perte des ailes afin de mieux définir les stratégies de reproduction. Le pourcentage de femelles "désaillées" de *F. paralugubris* augmente si elles se sont accouplées et ont volé.

### **Reproductive strategies of two sibling species of red wood ants**

The recent description of a new red wood ant species *Formica paralugubris* a sibling sympatric species of *Formica lugubris* in the Swiss Jura (Seifert, 1996) lead us to analyse their reproductive



strategies. According to Cherix *et al.* (1991), *F. paralugubris* uses two types of mating strategy. The first one takes place within the nest without nuptial flight and the second one is a flight to a mating place where females show a typical female calling syndrome. Only a small fraction of the females exhibit the second strategy. According to preliminary field data *F. lugubris* shows a lower degree of polycalism and supposingly a low degree of polygyny (B. Seifert, com. pers., Maeder and Cherix, unpublished). Under these circumstances *F. lugubris* should present a long range dispersal. We tested matings using males and females collected at nest surface of both species. In the case of *F. lugubris* less than 5% of female will mate compared to more than 70% with *F. paralugubris*. Other experiments were conducted to see if dealation could be used to better characterize reproductive strategies. For *F. paralugubris* mating and flight will increase the percentage of dealated females.

Seifert B., 1996. *Formica paralugubris* nov. spec.- a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). *Reichenbachia* 31: 193 - 201.  
Cherix D., D. Chautems, D.J.C. Fletcher, W. Fortelius, G. Gris, L. Keller, L. Passera, R. Rosengren, E. L. Vargo and F. Walter, 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology, Ecology and Evolution (special issue)* 1: 61-66.

---

### **Exploitation du territoire par la fourmi *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae)**

**Marlier J.F. & J.C. de Biseau**

*Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, CP160/12 – Université Libre de Bruxelles - 50 Av. F. Roosevelt - 1050 Bruxelles – Belgique*

Les fourmis du genre *Crematogaster* sont parmi les insectes les plus abondants dans certains milieux, particulièrement dans les écosystèmes arboricoles tropicaux. Les raisons du succès écologique des *Crematogaster* sont largement méconnues. Le genre se caractérise par la production d'un poison de contact, issu de la glande de Dufour. *C. scutellaris*, très abondante et dominante en région méditerranéenne, constitue un excellent modèle du genre dont la biologie a été peu étudiée. Nous présentons ici les premiers résultats d'une étude menée dans un site expérimental de la région du Var, particulièrement riche en colonies de *C. scutellaris* : 87% des Pins parasols et 74% des Chênes lièges y sont occupés par cette espèce. Au cours de la saison, l'activité nyctémérale augmente et les réseaux de pistes de récolte se développent fortement. Une proportion importante des appâts sucrés et protéiques placés sur le terrain sont rapidement monopolisés par *C. scutellaris*. Les principales espèces compétitrices rencontrées à ces appâts sont *Pheidole pallidula*, *Cataglyphis cursor* et *Crematogaster auberti*. Des tests effectués en laboratoire suggèrent que la substance défensive de *C. scutellaris* possède une activité répulsive vis-à-vis des autres espèces de fourmis.

### **Territorial ecology of the ant *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae)**

In some biotopes, particularly in tropical regions, *Crematogaster* are among the most abundant insects. The reasons of their ecological success are poorly known. The genus is characterized by the production of a contact poison stored in the Dufour gland. *C. scutellaris*, a very abundant and dominant species in the Mediterranean region, is an excellent model of the genus which has been poorly studied. We present here the first results of a study performed in the South of France (Var). In the experimental site chosen, *C. scutellaris* is observed on 87% of *Pinus pinea* and 74% of *Quercus*

*suber* trees. During the season, the daily activity increases and the foraging trail networks expand. Artificial baits (sugar and proteins) are rapidly monopolized by *C. scutellaris*. The other ants commonly observed on the baits are : *Pheidole pallidula*, *Cataglyphis cursor* and *Crematogaster auberti*. Bioassays performed in the laboratory suggest that the venom of *C. scutellaris* is repellent to other ant species.

---

## **Impact de colza résistant à un herbicide sur l'abeille domestique et sur l'entomofaune pollinisatrice \***

**Marsault D.<sup>1</sup>, J.C. Sandoz<sup>1</sup>, J. Champolivier<sup>2</sup>, X. Van Waetermeulen<sup>3</sup>, D. Viollet<sup>3</sup> & M.H. Pham-Delègue<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire de Neurobiologie comparée des Invertébrés, INRA, rue de la Guyonnerie, 91440 Bures sur Yvette*

<sup>2</sup> *CETIOM, Centre de Grignon, 78850 Thierval-Grignon*

<sup>3</sup> *AVENTIS, Les Algorithmes – Bâtiment Thalès, St Aubin, 91197 Gif sur Yvette*

La transformation génétique d'une plante peut entraîner diverses modifications dont il convient d'étudier l'impact sur les abeilles et les autres insectes pollinisateurs, surtout lorsque les cultures sont très attractives pour ces insectes, comme c'est le cas du colza. Nous avons comparé dans des conditions semi-naturelles les effets sur l'abeille d'un colza résistant à un herbicide, le glufosinate, et de sa variété non transformée. Des colonies d'abeille ont été placées dans des tunnels de 6\*17m dans lesquels étaient présentes soit les deux variétés de colza (tunnels de choix), soit une seule des deux (tunnel monovariétaux). D'autre part, afin d'évaluer la biodiversité de l'entomofaune pollinisatrice sur les deux types de colza, nous avons effectué des relevés à vue et des piégeages d'insectes présents sur des parcelles extérieures de colza OGM et non-OGM. Il ressort de cette étude que la variété OGM fleurit plus tardivement que son homologue non transformé, ce qui entraîne un butinage préférentiel pour le colza témoin tant que celui-ci est plus fleuri, chez les abeilles en tunnels de choix. Par contre, malgré ce retard de floraison de l'OGM, il n'y a pas de différence dans les populations des insectes butineurs pour une des deux variétés dans les parcelles extérieures. Les ruches des tunnels ont globalement assez mal supporté le confinement et le manque de nourriture qu'il a entraîné, mais ces réponses dépendent davantage des colonies elles-mêmes que des variétés de colza auxquelles elles étaient exposées. Pour les autres facteurs considérés (mortalité, activité de la ruche et état sanitaire), il n'y a pas d'effets du colza transformé.

## **Impact of a herbicide resistant transgenic rape on honey bee colonies and on pollinating insects**

Genetic engineering can lead to various changes in plants. The impact of these transformations on honeybees and other pollinating insects needs to be assessed, especially when highly attractive crops such as oilseed rape are concerned. In this study, we compared the effects on honeybees of an oilseed rape resistant to an herbicide (glufosinate) and a non transformed variety under semi-field conditions. Bees colonies were placed in 6\*17m tunnels, with either both type of plants (choice tunnel) or only one type (monocrop tunnel). In addition, to evaluate the biodiversity of pollinating insects, we counted and trapped insects visiting GM or non-transformed plants under outdoor conditions. The results showed a delay in the flowering of GM plants which led to higher foraging

activity on the control variety in the choice tunnels. Then the differences of activity disappeared when the flowering became similar. However, despite this flowering discrepancy, no difference in foraging was shown in outdoor parcels. Colonies hardly tolerated tunnels conditions (especially the lack of food), and their population decreased, but this effect was not correlated to the type of plants they were foraging on. No major difference was found between the two varieties regarding the other parameters under study (mortality, hive activity and colonies' health).

**\* Etude financée par le CETIOM dans le cadre de l'action inter-institut "Impact des plantes transgéniques sur les systèmes de culture"**

---

### ***Reticulitermes santonensis* en Touraine : étude en milieu urbain**

**Mercier J.L., A.M. Le Roux & G. Le Roux**

*IRBI/DESCO, Faculté des Sciences et Techniques, Université de Tours, Parc de Grandmont, 37200 TOURS*

A la demande de certaines collectivités locales (mairies et Conseil Général), une étude de l'infestation de *Reticulitermes santonensis* a été entreprise en Indre-et-Loire, où dix-huit communes sont actuellement touchées. Après une première expérimentation effectuée sur la commune de Fondettes en 1998, une étude plus approfondie est en cours sur la commune de Joué-les-Tours. Elle vise à : 1) délimiter les zones termitées par un repérage visuel ; 2) évaluer la progression de l'infestation par la pose de témoins en périphérie de ces zones; 3) faire le lien entre l'infestation et certaines activités humaines (bâtiments et travaux publics, création et entretien d'espaces verts publics ou privés) et/ou certaines caractéristiques du milieu (type de végétation, présence d'eau souterraine). Les résultats déjà obtenus ont montré que : 1) les zones réellement termitées sont nettement plus étendues que celles initialement considérées comme telles ; 2) si certaines habitations sont déjà attaquées jusqu'aux charpentes, la plupart des dégâts sont encore limités aux parcs et jardins (abris, arbres en végétation, souches, plantes d'ornement, tuteurs, clôtures, terreau, etc...) ; 3) l'efficacité des traitements en cours ou à venir est étroitement liée à l'attractivité des pièges utilisés ainsi qu'à la nécessité d'une action concertée des propriétaires privés et publics dans les moyens de traitement utilisés. Ces actions curatives ne sauraient être dissociées d'une action préventive dans toutes les zones susceptibles d'être atteintes.

### ***Reticulitermes santonensis* in Touraine : a study in urban environment**

At local communities' request (town councils, regional council), a study on infestation by *Reticulitermes santonensis* was performed in Indre-et-Loire, where eighteen districts are concerned now. After a first experiment in the district of Fondettes in 1998, a thorough study has been carried out in the city of Joué-les-Tours. The aim of this study is : 1) visual delimitation of areas infested by *R. santonensis* ; 2) estimation of infestation advance using monitoring devices at the periphery of those areas ; 3) relationship between infestation and human activities (buildings and civil engineering, creation and maintenance of public or private green spaces) and/or some environmental features (kind of vegetation, underground water, ...). Results show that : 1) areas really infested by termites are clearly more extended than those initially known ; 2) if several houses have been already attacked (including the frames), most of the damages are still localised to parks and gardens

(shelters, stumps or even alive trees with foliage, ornamental plants, stakes, fences, compost...) ; the efficiency of present and future treatments is closely linked to the attractiveness of pitfalls ; 4) concerted actions of private or public owners is very important for establishing a global treatment truly efficient. These curative actions have to be associated to preventive measures in all areas where a risk of infestation exists.

### **Le polymorphisme des castes chez *Termitogeton nr planus* (Isoptera, Rhinotermitidae)**

**Parmentier D. & Y. Roisin**

*Biologie Animale et Cellulaire, CP 160/12, Université Libre de Bruxelles, Av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles*

Les Rhinotermitidae présentent une grande diversité d'organisations sociales. Au sein de cette famille, nous avons étudié une espèce néo-guinéenne du genre *Termitogeton*, particulièrement peu connu. Le schéma de développement est linéaire et débute par deux stades d'immatures blancs dont le second possède de courts bourgeons alaires. Y fait suite un groupe relativement homogène d'immatures actifs parmi lesquels l'analyse biométrique a révélé la présence de quatre stades. Le premier stade possède des bourgeons alaires qui régressent au cours des mues successives. Les changements morphologiques d'un stade à l'autre sont progressifs et aboutissent à un quatrième stade dont la morphologie rappelle celle des ouvriers des termites supérieurs. Les immatures les plus âgés peuvent se différencier en soldats-blancs puis en soldats. Ils sont aussi capables de muer en un unique stade nymphal précédant l'ailé. Le sex ratio est d'environ 1:1 dans toutes les castes excepté chez les soldats où les femelles sont environ deux fois plus nombreuses que les mâles. Il n'y a donc pas de véritable caste d'ouvriers chez *Termitogeton nr planus*. Un fait remarquable est la présence, dans les jeunes stades, de bourgeons alaires qui régressent dans les stades plus tardifs pour réapparaître soudainement au stade nymphal. Ceci pose des problèmes de terminologie car il est difficile d'appliquer aux castes de *Termitogeton* les définitions traditionnelles des termes larves, nymphes et pseudergates.

### **Caste polymorphism in *Termitogeton nr planus* (Isoptera, Rhinotermitidae)**

The family Rhinotermitidae displays a wide diversity in its patterns of social organization. We studied a New Guinean species of the poorly known genus *Termitogeton*. Its developmental pathway is linear and begins with two white inactive instars, the second of which possesses small wing buds. These are followed by a relatively homogenous group of active immatures among which a biometrical study revealed the presence of four instars. The first of these instars possesses wing buds which regress during successive moults. Morphological changes throughout these stages are progressive and lead to a fourth instar whose morphology resembles that of higher termite workers. Older immatures can differentiate into presoldiers and then into soldiers. They are also able to moult into a unique nymphal stage preceding the imago. The sex ratio is near 1:1 in all castes except soldiers, among which females are about twice more numerous than males. There is thus no true worker caste in *Termitogeton nr planus*. The most remarkable trait is the presence in early instars of wing buds that later regress to reappear in the single nymphal stage. This poses terminological problems because the traditional definition of the terms larvae, nymphs and pseudergates hardly apply to the castes of *Termitogeton*.

---

## **Le comportement exploratoire chez un termite sans caste ouvrière, *Prorhinotermes inopinatus* (Rhinotermitidae)**

**Pearcy M. & Y. Roisin**

*Biologie Animale et Cellulaire, CP 160/12, Université Libre de Bruxelles, Av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles*

Selon Abe (1990), les termites possédant des pseudergates au lieu d'une véritable caste ouvrière se nourrissent uniquement du morceau de bois dans lequel ils sont installés. Cependant, des observations préliminaires ont suggéré que les soldats et pseudergates de *Prorhinotermes inopinatus*, une espèce dépourvue d'ouvriers, peuvent sortir du nid et explorer activement les alentours. Des expériences ont dès lors été entreprises afin de préciser l'activité exploratrice des termites en présence d'une aire d'exploration vide ou pourvue d'une source de nourriture. Les soldats sortent systématiquement les premiers. Soldats et pseudergates sortent en nombre important en présence d'une aire d'exploration inconnue. Lorsqu'une source de nourriture est présente sur la zone d'exploration, une piste apparaît entre le nid et cette source. Les pseudergates construisent ensuite une galerie couverte au-dessus de cette piste. Ces résultats démontrent l'existence chez *Prorhinotermes* d'un comportement exploratoire où les soldats jouent le rôle principal, et suggèrent même l'existence d'un recrutement exploratoire en direction d'une aire nouvelle. Les mécanismes responsables de l'établissement de la piste d'exploitation de la nourriture et l'existence éventuel d'un recrutement alimentaire, spécifiquement dirigé vers la source de nourriture, restent à étudier.

### **Exploratory behaviour of a termite without workers, *Prorhinotermes inopinatus* (Rhinotermitidae)**

According to Abe (1990), termites with pseudergates in lieu of true workers feed only on the log which houses the colony. However, preliminary observations suggested that soldiers and pseudergates of *Prorhinotermes inopinatus*, a species without workers, may engage in extranidal activities. Experiments were undertaken to characterize the exploratory activity of termites offered a foraging area with or without food. Soldiers invariably leave the nest first. Soldiers and pseudergates exit in large numbers when presented with an unknown area. When a food source is placed on the foraging area, the activity between the nest and the food concentrates on a definite track, over which pseudergates start building a wood carton gallery. These results demonstrate in *Prorhinotermes* the existence of an exploratory behaviour in which soldiers play a leading role, and even suggest the presence of exploratory recruitments towards unknown areas. The mechanisms involved in the establishment of the track to the food and the possible existence of recruitments specifically directed towards food sources remain to be investigated.

Abe, T., 1990. Evolution of worker caste in termites. In: *Social Insects and the Environment. Proceedings 11th International Congress IUSI* (G. K. Veeresh, B. Mallik and C. A. Viraktamath, Eds.), Oxford & IBH, New Delhi, India, pp. 29-30.

---

**Les polyamines sont-elles impliquées dans la transmission du message phéromonal ?**

**Renucci M., A. Tirard & J.-L. Clément**

*Laboratoire de Neurobiologie, UPR 9024, Communication Chimique, 31 chemin Joseph-Aiguier, 13402 Marseille, cedex 20, France*

Les antennes du mâle de *Periplaneta americana* possèdent des soies capables de capter le bouquet phéromonal volatil émis par la femelle réceptive et de le transformer en signal électrique. Cette transduction du signal implique des événements moléculaires qui restent peu connus. Dans un précédent travail, nous avons démontré que le signal phéromonal module l'état de phosphorylation de certaines protéines de l'antenne, en particulier celui dépendant du Ca<sup>++</sup> et de la protéine kinase C (PKC) (Renucci et al. *Experientia* 52, 762-768, 1996). D'autre part on sait que la spermine (polyamine intracellulaire) est impliquée dans la régulation de la phosphorylation de protéines et que, à concentration physiologique, elle protège la PKC de l'inactivation en réduisant l'insertion de cette enzyme dans le cœur hydrophobique de la membrane (Monti et al. *Experientia* 50: 953-957, 1994). Pour ces raisons, nous avons étudié les effets de la spermine sur la phosphorylation "*in vitro*" des protéines des antennes de mâle lors de la perception du bouquet phéromonal. Pour cela, les protéines ont été phosphorylées en présence de <sup>32</sup>P-ATP puis séparées par SDS-PAGE. Nos résultats montrent clairement que chez la blatte *P. americana*, la phosphorylation de deux protéines, de 28 et 48 kDa, spécifiques de l'antenne est modulée en présence de spermine (2mM) lors de la transduction du signal phéromonal.

#### **Is spermine involved in the transduction of the pheromonal message?**

The antennal hair-sensillae of male cockroach *Periplaneta americana* are able to detect sexual female pheromonal blend and transform this chemical signal to an electrical signal. This transduction of the pheromonal message involved a complex cascade of molecular events not yet completely known. Our previous results showed that the pheromonal message modulated the phosphorylation state of some Ca<sup>++</sup> and protein-kinase C dependent protein in male antennae (Renucci et al. *Experientia* 52, 762-768 1996). On the other hand, Monti et al. (*Experientia* 50: 953-957,1994) demonstrated that the Spermine (intracellular polyamine), at physiological concentrations, protects the protein-kinase C from inactivation by reducing the insertion of this enzyme into the hydrophobic core of the membrane. For these reasons, using *in vitro* phosphorylation with [<sup>32</sup>P]-ATP and separation by SDS-PAGE, we investigated modulation of protein phosphorylation in response to spermine and pheromones in cockroach male *antennae*. Our results show clearly that phosphorylation of two phosphoproteins at 28 and 48 kDa, specific from antennae is modulated in presence of 2mM of spermine during the pheromonal signal transduction.

---

#### **Flexibilité réduite dans le comportement prédateur d'une espèce de fourmi arboricole dominante**

**Richard F.J.<sup>1,2</sup>, A. Fabre<sup>1</sup> & A. Dejean<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>LET (UMR-CNRS 5552), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

<sup>2</sup>LECA (ERS 2041), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France

La fourmi arboricole *Crematogaster* sp. est une Myrmicinae dominante dans les forêts camerounaises. La technique de fourragement collectif qu'elles utilisent leur permet de capturer et de ramener au nid des proies jusqu'à cinq fois plus grosses que les ouvrières (maximum testé ici). En effet, du fait de la forte densité des fourrageuses, l'ouvrière qui découvre une proie peut recruter les congénères situées à proximité. L'augmentation importante du nombre de fourmis, suite au recrutement, accroît les chances de succès dans la capture des proies. Les fourmis sont confrontées soit à des termites soit à des sauterelles respectivement subdivisés en cinq et en trois catégories en fonction de leur taille. La séquence comportementale, établie à partir des observations est homogène pour l'ensemble des proies testées. La proie, détectée par contact, est rapidement attaquée (sans palpation antennaire). Seules les petites proies peuvent dans certains cas être saisies par le corps puis transportées par une seule fourmi. Dans tous les autres cas les proies sont saisies par les appendices puis sont écartelées. Parmi les ouvrières recrutées, celles qui ne participent pas à l'écartèlement, badigeonnent la proie de venin avec leur aiguillon spatulé. Ce venin contient probablement une phéromone d'alarme permettant de faciliter le recrutement des congénères. L'extrémité des pattes des ouvrières présente un arolium fortement développé. Cette caractéristique leur assure une bonne adhésion au substrat et est utile pour la capture et le transport des proies en milieu arboricole. Ces résultats sont comparés avec ceux connus chez d'autres espèces de fourmis arboricoles prédatrices et généralistes.

#### **Low flexibility in predatory behavior in dominant arboreal ant species**

The arboreal ant *Crematogaster* sp. is a dominant Myrmicinae in Cameroon forest. The collective foraging allows to capture and come back preys to the nest between one and five times larger than them (maximum tested here). When a worker finds a prey, the high density of foragers permits to recruit nestmates by short range recruitment. The number of worker near prey, as a consequence of recruitment, increases their chance of succeeding for prey capture. We compared the behavior of the workers when confronted with termites and grasshoppers of respectively five and three different sizes. The behavioral sequence observed shows a limited behavioral flexibility for all preys sizes. Preys were detected by contact then rapidly attacked (generally without antennal palpation). Small preys only were seized by the body with one worker. In the other cases, preys were seized by appendages and after spread-eagled. While certain workers spread-eagled the prey, others deposited venom on the prey body thanks to their spatulated sting. This venom probably contains an alarm pheromone who facilitates nestmate recruitment. The extremities of legs of workers show a well developed arolia. This characteristic permits the workers to adhere well to substrate and have a crucial importance for the success of prey capture and transport in an arboreal habitat. These results are compared with those known for other arboreal-dwelling generalist predator ant species.

---

#### **Étude expérimentale et théorique de la dynamique d'agrégation chez *Lasius niger***

**Ripart L.<sup>1</sup> & J.-L. Deneubourg<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Université Libre de Bruxelles, 1050 Bruxelles, Belgique*

<sup>2</sup> *CENOLI, CP 231, U.L.B, Bd du triomphe, 1050 Brussels, Belgium*



Les comportements grégaires occupent une place essentielle dans le fonctionnement des sociétés d'insectes. Cette constatation contraste avec le peu de connaissances actuelles aussi bien au niveau fonctionnel que dans les mécanismes impliqués dans l'émergence de ces agrégats. Ce travail a pour objet l'étude de la dynamique d'agrégation par interattraction chez la fourmi *Lasius niger*. Il comprend un volet expérimental et un volet théorique. Expérimentalement, le phénomène a été suivi dans un dispositif circulaire homogène. L'évolution temporelle et les structures spatiales émergentes ont fait l'objet d'une analyse comparée en fonction de deux facteurs: la densité et la surface. Des caractéristiques individuelles ont également été identifiées. En intégrant ces dernières dans un modèle multi-agents, la dynamique d'agrégation a été reproduite. Les cinétiques et distributions "théoriques" résultantes ont été comparées aux résultats expérimentaux. Nous avons montré qu'en milieu homogène le phénomène d'agrégation est influencé par la densité et la taille du dispositif. L'état stationnaire est atteint rapidement (5 min.) malgré la persistance d'une activité individuelle élevée. L'agrégation est plus rapide à forte densité. D'autres paramètres mesurés (le nombre d'agrégats, la stabilité, ?) sont sous l'influence de ces facteurs. Seul le nombre moyen d'individus dans un agrégat est indépendant de ces facteurs. Le modèle utilisé a produit des résultats satisfaisants, principalement d'un point de vue qualitatif.

#### **Experimental and theoretical study of the aggregation dynamics of the ant *Lasius niger***

Aggregation is an essential phenomenon in insect societies. However the function and the mechanisms of this activity were the subject of very few researches. So we decided to study aggregation with the ant *Lasius niger* and specially the role of the set-up surface and the density on the temporal evolution and on the spatial structures. Experiments were made in a homogenous set-up: ants were placed in a circular arena and were recorded during 90 minutes. Individual parameters extracted from experiments have been integrated in a Monte-Carlo simulation and the dynamic has been reproduced. Kinetics and theoretical distributions have been compared with experimental results. We have showed that ants aggregate quickly while a big individual activity. The speed increases with the density. Other factors (aggregates number, stability of them, ?) depend on the surface and on the density. Only the average aggregate number is independent. The model gives good results, specially at the qualitative level.

---

#### ***Coptotermes havilandi* à l'île de la Réunion, biologie et lutte par la technique des appâts**

**Robert A.<sup>1</sup>, A. Peppuy<sup>2</sup>, N.Y. Su<sup>3</sup>, J.L. Leca<sup>4</sup> & C. Bordereau<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> UMR 5548, Faculté des Sciences, 6 Boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France

<sup>2</sup> ORLAT, rue Comorapoulé, St André, La Réunion, France

<sup>3</sup> University of Florida, Fort Lauderdale, FL 33314, USA

<sup>4</sup> Dow AgroSciences S. A., B.P. 22, 06904 Sophia Antipolis Cedex, France

*Coptotermes havilandi*, originaire d'Indomalaysie est le termite le plus nuisible à la Réunion. La biologie de ce termite souterrain également abondant au Brésil et récemment introduit aux Etats-Unis est pratiquement inconnue. A la Réunion, il se rencontre aussi bien en milieu naturel que dans les zones urbaines. Par la méthode du triple marquage, la taille de ses colonies a pu être estimée entre 500.000 et 3 millions d'individus. La superficie occupée par colonie semble limitée à quelques



centaines de m<sup>2</sup> tout au plus. Aucune agressivité intercoloniale n'a été observée, même entre des colonies éloignées de plusieurs dizaines de km. La présence de jeunes colonies en fondation avec des reproducteurs primaires montre que *Coptotermes havilandi* est capable de se reproduire par essaimage. Les essaimages ont lieu à la fin de l'hiver (septembre). De jeunes colonies fondées au laboratoire à partir d'ailés comprenaient en moyenne, après 8 mois d'élevage, 50 ouvriers et 3 soldats. Dans les habitations, les nids sont composés de plusieurs calies dont la plupart ne contiennent que des ouvriers et des soldats avec très peu de larves. Une seule calie a été trouvée avec une loge royale abritant un roi et une reine physogastre primaires. Cette calie contenait 56.000 individus dont 93,4 % d'ouvriers, 6,3 % de soldats, 0,3 % de nymphes, 2 néoténiques mâles et 2 néoténiques femelles non fonctionnels. La présence de néoténiques suggère la possibilité de reproduction par bouturage, mais aucun reproducteur néoténique fonctionnel n'a pu être observé jusqu'ici. La consommation de bois (peuplier) au niveau de pièges Sentritech a été évaluée à 0,3 mg/jour/ouvrier pour une colonie estimée à 2 millions d'individus. Cette colonie a été entièrement éliminée au bout de 60 jours après une consommation de 220 g de papier imprégné d'hexaflumuron à 5000 ppm, soit 1,10 g de matière active.

### ***Coptotermes havilandi* in the Reunion island, biology and bait system control**

*Coptotermes havilandi* which is originating from Indo Malaysia is the pest termite in the Reunion Island. This subterranean termite is widely spread in Brazil and has recently been introduced into the USA. Very little is known about its biology. In the Reunion Island, it can be found either in fields and in urban areas. By using the mark-recapture technique, the size of the colonies has been estimated between 500,000 and 3 millions of individuals. Each colony seems to occupy a surface of a few tens to hundreds m<sup>2</sup>. No agonistic behaviour has been observed between the colonies, even between those distant more than ten km. Young colonies with primary reproductives have been collected, it thus appears that *Coptotermes havilandi* can reproduce by swarming. The dispersal flight occurs in the late winter, at the end of September. Alates have been used to found incipient colonies in the laboratory. After 8 months of rearing, there were about 50 workers and 3 soldiers. The colonies are composed of several calies most of them being only inhabited by soldiers and workers with few larva. Only one calie was found to contain a royal cell with one primary king and one primary physogastric queen. This calie comprized 56,000 individuals including 93,4% of workers, 6,3% of soldiers, 0,3% of nymphs and non physogastric neotenic (2 males, 2 females). The presence of neotenic suggests the possibility of reproduction by budding. But no functional neotenic reproductive has been observed until now. The wood consumption (poplars) in the Sentritech baits has been estimated at 0,3 mg/day/worker for a colony composed of about 2 millions of individuals. After 60 days, this colony has been entirely eliminated after the consumption of 220g of paper impregnated with 5,000 ppm hexaflumuron, that is to say 1,10g of active material.

---

### **Lutte contre les termites à partir de sous-produits de bois tropicaux**

**Robert S.<sup>1</sup>, A. Zaremski<sup>2</sup>, J.L. Clément<sup>1</sup>, D. Fouquet<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Laboratoire de Neurobiologie, CNRS, 31 Chemin J. Aiguier, 13402 Marseille Cedex 20, France

<sup>2</sup> Laboratoire de Préservation CIRAD-Forêts, 73 av. J-F. Breton 34032 Montpellier, France

Les attaques de termites dans les habitations représentent une menace de plus en plus grande en Europe et persiste sous les tropiques en permanence. Les D.O.M.–T.O.M sont particulièrement touchés par ce fléau. En forêt tropicale humide, plusieurs essences contiennent des huiles essentielles dont certaines molécules ont des propriétés répulsives et anti-appétantes vis-à-vis des termites. Le but des travaux menés conjointement par nos deux laboratoires est d'extraire ces matières actives afin de fabriquer des produits "propres" à partir de déchets, pour trouver de nouveaux moyens de lutte contre la dégradation des bois œuvrés par les termites et cela tout en préservant l'environnement.

### **Termite control products from recycled tropical wood by-products**

Termite infestation is a growing threat for dwellings in Europe and a constant risk for buildings in tropical regions. Some tree species in tropical rain forests produce essential oils containing molecules with properties that ward off termites. Extraction of active substances from these oils could enable development of environmentally safe termite control products.

---

### **Influence des termites humivores sur la diversité microbienne des sols**

**Roose-Amsaleg C. L., M. Harry & E. Garnier-Zarli**

*Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, UFR des Sciences  
Université Paris XII, Av. du Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex*

Dans les écosystèmes tropicaux, les termites par leurs activités biologiques modifient les propriétés physiques et chimiques des sols. La question posée est de savoir si elles induisent également des changements dans la composition des communautés microbiennes des sols. Dans cette étude, nous avons testé les méthodes RAPD (Random amplified Polymorphic DNA) et SSCP (Single Strand Conformation Polymorphism) afin d'estimer la diversité microbienne d'une termitière vivante et morte du genre *Cubitermes* et d'un sol témoin. Des analyses physico-chimiques et microbiologiques ont également été réalisées sur ces échantillons. Les résultats confirment un enrichissement en matières organiques, argile et cations dans les termitières par rapport au sol témoin. Une diminution des teneurs en carbone organique dans la termitière morte par rapport à la vivante est notée. Les dénombrements microbiens, montrent une plus grande abondance des champignons dans les termitières par rapport au sol témoin. Nous avons également mis en évidence l'existence de bactéries ferri-réductrices anaérobies dans les termitières. En utilisant la distance de similarité calculée entre paires d'échantillons, en utilisant les données RAPD et SSCP, des arbres phénétiques ont été reconstruits sur lesquels ont été reportées les valeurs de bootstrap attestant de la robustesse des arbres. Des résultats congruents ont été obtenus avec les deux méthodes. Les résultats montrent que l'âge de la termitière influence la composition des communautés microbiennes et que les communautés microbiennes des termitières diffèrent significativement de celles du sol témoin. Un scénario est proposé quant à l'origine des micro-organismes trouvés dans les termitières.

### **Influence of soil-feeding termites on soil microbial diversity**

In tropical ecosystems, termite activities induce changes in the chemical and physical properties of soil. The question that arises is to whether or not termites affect the presence of natural microbial

communities. In this study, we tested the use of the RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) and SCCP (Single Strand Conformation Polymorphism) methods to estimate the similarity of microbial communities in alive and dead mounds of *Cubitermes sp.* and in a control soil. Moreover, physico-chemical and microbiological analyses were performed on the samples. The results confirmed that termite mounds are enriched in organic matter, clay and cations compared to the control soil. A carbon reduction in the dead mound compared to the alive mound is also noticed. By microbial enumerations, it was found that fungus were more abundant in termite mounds than in the control soil. We also highlighted the existence of anaerobic ferri-reducing bacteria in termite mounds. Phenetic trees using the similarity distance calculated from pairwise RAPD or SCCP data were reconstructed and bootstrap scores mapped. Congruent trees were obtained with RAPD and SCCP. The results showed that the age of the termitary has an effect on the microbial community and that the microbial community of the termitaries differs significantly from that of the control soil. A scenario is proposed about the origin of the micro-organisms found in the termitary.

---

### **Formation de structures spatiales par instabilité de Turing au cours de l'agrégation des cadavres dans des colonies de fourmis**

**Théraulaz G.<sup>1</sup>, E. Bonabeau<sup>2,3</sup>, V. Fourcassié<sup>1</sup>, S. C. Nicolis<sup>4</sup>, R. V. Solé<sup>2,5</sup>,  
P. Fernández<sup>5</sup>, S. Blanco<sup>6</sup>, R. Fournier<sup>6</sup>, J.-L. Joly<sup>6</sup>, P. Dalle<sup>7</sup>, A. Grimal<sup>1</sup>,  
& J.-L. Deneubourg<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> *Laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale, CNRS - FRE 2041, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France*

<sup>2</sup> *Santa Fe Institute, 1399 Hyde Park Road, Santa Fe, NM 87501, USA*

<sup>3</sup> *Eurobios, Paris*

<sup>4</sup> *CENOLI, CP 231, U. L.B., Boulevard du triomphe, 1050 Brussels, Belgium*

<sup>5</sup> *Complex Systems Group, Dept. Física i Enginyeria Nuclear, Univ. Politècnica de Catalunya, Sor Eulàlia d'Anzizu s/n, Campus Nord, Mòdul B4, 08034 Barcelona, Spain*

<sup>6</sup> *Equipe Modélisation des Systèmes Fortement Couplés (ZOOM), LESETH, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France*

<sup>7</sup> *Equipe Traitement et Compréhension d'Images, IRIT, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France*

Dans la nature la formation de structures résulte souvent d'interactions amplifiantes résultant de diverses sources d'instabilité. Parmi les plus connues nous trouvons les structures de Turing produites par des instabilités conduisant à une brisure de symétrie. Ces processus ont été identifiés dans des systèmes physiques et chimiques mais leur existence en biologie a toujours été sujette à controverse. On a fait l'hypothèse que les structures de Turing pouvaient jouer un rôle en écologie dans la morphogenèse et la construction du nid chez les insectes sociaux, mais à ce jour aucune preuve expérimentale concluante n'est venue confirmer cette hypothèse principalement parce qu'aucun des mécanismes comportementaux n'a été identifié ni caractérisé. Nous avons étudié la dynamique et les comportements individuels conduisant à l'agrégation des cadavres chez la fourmi *Messor sancta*. Nous montrons ici que ce processus possède les principales caractéristiques des instabilités de Turing, à savoir compétition entre modes, brisure de symétrie et émergence d'une longueur d'onde caractéristique entre les agrégats réalisés par les fourmis. Les résultats du modèle

mathématique incorporant toutes les caractéristiques des comportements individuels des fourmis sont similaires aux résultats expérimentaux. Ce travail montre que les insectes sociaux peuvent utiliser ces types d'instabilités pour construire leur nid et produire tout un ensemble de structures spatiales.

### **Pattern formation by Turing instabilities during corpses aggregation in ant colonies**

Pattern formation in nature often takes place as a consequence of amplifying interactions resulting in instabilities of some sort. One of the best known are Turing patterns, caused by symmetry-breaking instabilities. They have been identified in physical and chemical systems but their relevance in biology remains controversial. It has been conjectured that Turing patterns might play some role in ecology, morphogenesis and nest building in social insects but so far no conclusive experiments have confirmed this conjecture due to the lack of a clear identification of the microscopic processes at work. Here we present a simple experimental set-up involving colonies of the ant species *Messor sancta* which displays a well defined phenomenon of collective clustering of corpses. This process is shown to follow the characteristic features of Turing instabilities, i.e. competition between modes, symmetry breaking and a well-defined characteristic wave length. All relevant properties have been measured allowing to construct a theoretical model which fully agree with experimental data. These results give support to previous theoretical work suggesting that social insects might use these types of instabilities to construct their nests.

---

### **La fourmi fantôme et le recrutement de masse**

**von Aesch L.<sup>1</sup>, C. Randin<sup>1</sup>, S. Rickebusch<sup>1</sup> & D. Cherix<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> Institut d'Ecologie, Zoologie et Ecologie Animale, Univ. Lausanne, Bât. Biologie, 1015 Lausanne, SUISSE

<sup>2</sup> Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17, SUISSE

*Tapinoma melanocephalum* est considérée comme une espèce vagabonde (*sensu* Passera 1994) (Bustos et al. 1998). Introduite en Europe et plus particulièrement en Suisse depuis plusieurs années (Dorn et al. 1977), elle envahit les serres tropicales et vivariums. Comme de nombreuses autres espèces, elle pratique le recrutement de masse. Nos recherches sont dirigées à la fois sur les mécanismes de recrutement et les modalités de dépôt de la piste chimique. L'efficacité de *T. melanocephalum* à exploiter rapidement et de manière intensive une source de nourriture nouvellement découverte est très élevée. D'autre part elle semble avoir la particularité de déposer une piste non seulement dans un but de recrutement alimentaire mais également en phase exploratoire. Des tests de choix à l'aide d'un pont en Y menant du nid à deux sources de nourriture de qualité identique ou non sont également effectués. Ceux-ci tendent à montrer que même en présence de deux sources très différentes la source la moins attractive ne sera en principe pas délaissée au profit de l'autre comme c'est le cas chez d'autres espèces comme *Tetramorium caespitum* ou *Lasius niger* (de Biseau et al. 1987).

### **Ghost ant and mass recruitment**

*Tapinoma melanocephalum* is considered as a tramp species (Bustos et al. 1998). Imported in Europe and specially in Switzerland many years ago (Dorn et al. 1977) these ants invaded tropical greenhouses and snakefarms. As many other ants, they practice mass recruitment. Our researches are devoted to study of recruitment mechanism and mode of trail-laying. The efficiency of *T. melanocephalum* to recruit new nestmates to a food source is high. Moreover workers lay trails also during exploratory activity. Choice tests using an Y-shaped bridge leading to two identical or not food sources have been conducted. It appears that in both cases, workers do not abandon the poor one, as it has been observed with *Tetramorium caespitum* or *Lasius niger* (see de Biseau et al. 1987).

Bustos X., Cherix D., 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 11: 95-101.

De Biseau J.C., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1991. Du recrutement alimentaire aux décisions collectives : l'exemple de *Myrmica sabuleti*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 7: 35-42.

Passera L., 1994. Characteristics of tramp species. In : Exotic ants : Biology, Impact and Control of Introduced Species (Williams, D.F. ed.). *Westview Studies in Insect Biology*, Westview Press, Boulder, Co., pp. 23-43