

POLYETHISME DANS LE TRACE ET LE SUIVI DE LA PISTE  
CHEZ PHEIDOLE PALLIDULA (FORMICIDAE)

par

C. DETRAIN<sup>(1,3)</sup>, J.M. PASTEELS<sup>(1)</sup>, & J.L. DENEUBOURG<sup>(2)</sup>

- (1) Département de Biologie Animale et Cellulaire, Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique  
(2) Service de Chimie-Physique - Campus Plaine, Université Libre de Bruxelles, 50 avenue F.D.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique  
(3) Aspirante au Fonds National de la Recherche Scientifique

**Résumé :**

Chez l'espèce à caste neutre strictement dimorphique, Pheidole pallidula, ce sont essentiellement les mineurs qui produisent la phéromone de piste dans leur glande à poison. Sur une piste artificielle, mineurs et majors répondent différemment à cette phéromone, les majors suivant en moyenne deux fois mieux la piste que les mineurs aux concentrations optimales. Un tel polyéthisme dans le tracé et le suivi de la piste semble adaptatif, vu les rôles respectifs des deux castes lors des recrutements alimentaires et défensifs.

**Mots-clés :** Pheidole pallidula, glande à poison, tracé de la piste, suivi de la piste, polyéthisme

**Summary :** Trail laying and following in the polymorphic ant Pheidole pallidula.

Minors and majors of the strictly dimorphic ant Pheidole pallidula are able to follow the trail pheromone during recruitments but mainly minors produce it in their poison gland. The trail following responses of the two castes tested on artificial trails made with poison gland's extracts at different concentration's levels show a mean response of the majors nearly two times higher than minors' one at the optimal concentration. The adaptive significance of such differences between minors and majors of Ph.pallidula in the emission of trail pheromone and in their trail following response is discussed according to the respective roles of these castes during food and defensive recruitments.

**Key-words :** Pheidole pallidula, poison gland, trail laying, trail following, polyethism.

INTRODUCTION

Les sociétés de l'espèce méditerranéenne, Pheidole pallidula, peuvent contenir jusqu'à 6000 ouvrières dont les majors représentent 2 à 15% de la population totale (Passera 1977). En cas d'attaque

massive ou lors de la récolte d'une proie trop grosse pour être transportée individuellement, ces grandes sociétés peuvent pratiquer un recrutement de masse. Si les comportements d'invitation des recruteuses de Ph.pallidula (battements accélérés des antennes, oscillations du corps, mouvements de va-et-vient) stimulent les fourmis à sortir du nid, la piste chimique peut assurer seule le recrutement de congénères, canalisant leur flux vers le lieu de récolte (Szlep-Fessel 1970). La piste apparaît donc comme un moyen privilégié par lequel une société de Ph.pallidula est susceptible de moduler sa réponse à l'environnement.

Cet article a pour but d'étudier, chez cette espèce, le polyéthisme des minors et des majors lors du tracé et du suivi de la piste. Après avoir identifié la glande et la caste productrice de la phéromone de piste, nous comparerons la réponse de chacune des castes à cette phéromone sur une piste artificielle. Enfin, nous tenterons d'interpréter ces résultats à la lumière de la stratégie de division du travail adoptée par Ph.pallidula lors de la récolte ou de la défense de la société.

#### MATERIEL ET METHODES

##### Récolte des sociétés et mise en élevage :

Les sociétés de Ph.pallidula ont été récoltées dans le département du Tarn-et-Garonne (France) puis maintenues en laboratoire à température constante de  $22 \pm 1^\circ\text{C}$  dans des nids en plâtre régulièrement humidifiés. L'éclairage artificiel des nids est réglé en permanence sur une photopériode de 12 heures de jour-12 heures de nuit. Le nid est relié à une aire de récolte (35 X 50 cm) pourvue de tubes à eau, de tubes à solution sucrée et de blattes tuées par congélation.

##### Identification de la glande productrice de la phéromone de piste:

Plusieurs tests de piste circulaire ( $\varnothing$  6 cm) ont été effectués dans une aire de 25 X 25 cm connectée par un pont métallique à l'aire de récolte d'une société de Ph.pallidula. Ces pistes sont tracées sur du Bristol Canson (224 g/cm<sup>2</sup>) à la microseringue Hamilton à partir de 15  $\mu\text{l}$  d'extraits hexaniques de glandes à poison, de glandes de Dufour, de glandes pygidiales ou d'intestins postérieurs provenant soit de minors, soit de majors préalablement anesthésiés au CO<sub>2</sub> (extrait de base: 10 glandes par 100  $\mu\text{l}$  d'hexane tridistillé). Pendant 10 minutes, on enregistre en vidéo (Panasonic AG-6200) les comportements des minors afin de pouvoir compter précisément le nombre d'arcs de 5° suivis par chaque fourmi sur la piste artificielle circulaire.

##### Etude comparative du suivi de la piste par les minors et les majors:

La nature chimique de la phéromone de piste n'ayant pas encore été totalement élucidée (Ali M.F. et al, sous presse), toutes les pistes ont été tracées à partir d'extraits totaux de glandes à poison de minors. Nous avons réalisé 10 dilutions successives ( $10^{-2}$ ;  $10^{-3}$ ;  $10^{-4}$ ;  $2,5 \times 10^{-5}$ ;  $10^{-6}$ ;  $2,5 \times 10^{-7}$ ; 1; 4; 10; 20 glandes / 100  $\mu\text{l}$  d'hexane) à partir d'un extrait de base de 109 glandes mises dans 500  $\mu\text{l}$  d'hexane tridistillé. Pour chaque expérience, 15 minors ou 15 majors sont prélevées dans la même société puis déposées sur l'aire d'expérience (35 X 25 cm) où on les laisse se calmer pendant 30

minutes. Après avoir déposé sur un disque de papier 100  $\mu\text{l}$  d'extrait en une piste circulaire ( $\varnothing$  10 cm), on enregistre les comportements des suiveuses pendant 10 minutes. Les expériences sont répétées plusieurs fois afin d'observer au moins 100 individus qui ont suivi la piste pour chaque caste et pour chaque concentration testée. Afin d'obtenir des données aussi fiables que possible, les extraits sont déposés, de façon tout à fait uniforme et précise, en une piste de 1 mm de largeur moyenne par le procédé de J.C.Verhaege et S.Gerardy (ce volume). Pour assurer la reproductibilité des mesures:

-les disques de papier à tester sont déposés la veille de l'expérience dans l'aire de récolte du nid afin d'y être explorés et marqués territorialement. Ce marquage préalable du papier test est indispensable car la réticence des fourmis à explorer un papier inconnu est importante.

-le suivi d'une piste étant sans doute influencé par l'âge de l'individu et son état physiologique de satiété, les minors et les majors testées seront toujours des individus rassasiés, plutôt âgés car prélevés hors du nid, sur l'aire de récolte.

#### RESULTATS

##### Identification de la glande productrice de la phéromone de piste.

Tableau 1. - Nombre moyen d'arcs de 5° suivis par les minors de Ph.pallidula sur une piste artificielle tracée à partir d'extraits hexaniques de glandes abdominales et d'intestin postérieur de minors ou de majors.

	MINOR	MAJOR
INTEST. POST.	5,6 (n=302)	4,5 (n=77)
GL. DE DUFOUR	4,3 (n=126)	4,2 (n=145)
GL. A POISON	26,4 (n=233)	11,4 (n=242)
GL. PYGIDIALE	6,2 (n=98)	4,0 (n=249)

La comparaison des suivis moyens, par les minors, des différentes pistes artificielles (tableau 1) montre une réponse nettement plus élevée pour les extraits hexaniques de glandes à poison de minors. La glande à poison des majors ne suscite qu'une faible réponse. Les minors sont donc les principales responsables du tracé de la piste, les majors ne possédant que peu ou pas de phéromone dans leur glande à poison.

Réponse différentielle des minors et des majors à la piste.

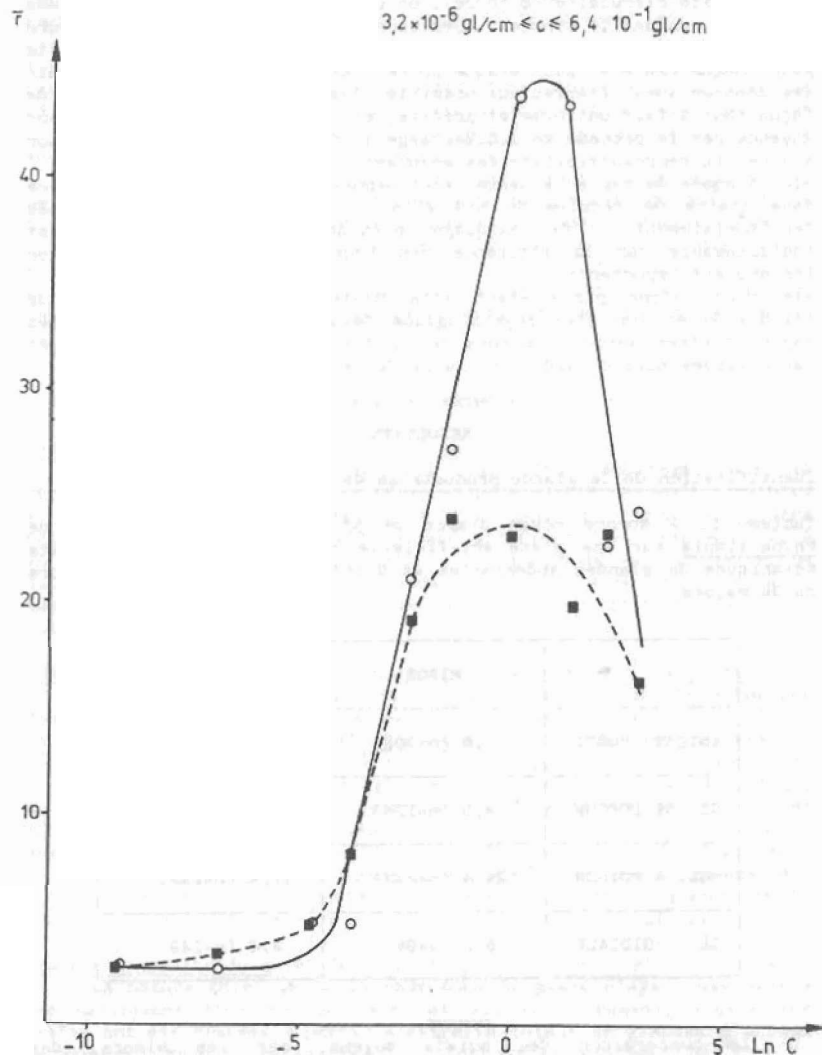


Figure 1. -Nombre moyen d'arcs de 5° (F) suivis par les minors ■ - ou par les majors ○ - en fonction du logarithme népérien de la concentration (Ln C) en glandes à poison de minors sur la piste artificielle.

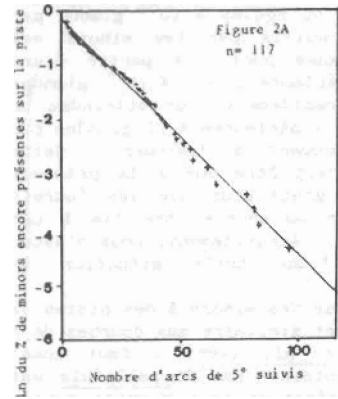
Pour des concentrations inférieures ou égales à 10<sup>-2</sup> glande par piste, le nombre moyen d'arcs de 5° suivis par les minors est comparable à la moyenne du témoin (hexane pur). A partir d'une concentration en phéromone de piste supérieure à 2,5 X 10<sup>-2</sup> glandes par piste, la réponse des minors croît rapidement pour atteindre un optimum (fig.1). Pour des concentrations supérieures à 10 glandes par piste, les performances des minors tendent à diminuer. Cette décroissance, encore mal comprise, pourrait être due à la présence d'un espace actif de la phéromone trop grand pour que les fourmis puissent s'y orienter de manière précise ou encore être lié à une saturation des sensilles chemoréceptrices. Actuellement, nous n'avons aucune information sur l'existence d'une telle situation de suboptimalité sur piste naturelle.

Vue globalement, la courbe de réponse des minors à des pistes de différentes concentrations en phéromone est similaire aux courbes déjà décrites chez *Myrmica rubra* (Pasteels et al, 1986). Il faut aussi signaler que la concentration optimale obtenue chez *Ph.pallidula* est comparable à celles données dans la littérature pour *Myrmica rubra*, *M.sabuleti* (Evershed et al, 1982; Pasteels et al, 1986) et pour *Iridomyrmex humilis* (Van Vorhis Key et al 1981). Ces concentrations optimales sont toujours de l'ordre de 10<sup>-3</sup> à 10<sup>-2</sup> glandes/cm.

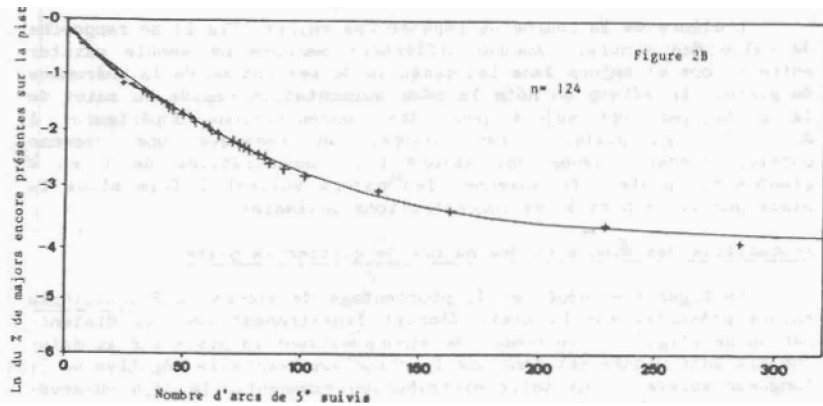
L'allure de la courbe de réponse des majors (fig.1) se rapproche de celle des minors. Aucune différence marquée ne semble exister entre minors et majors dans leurs seuils de perception de la phéromone de piste. En effet, on note la même augmentation rapide du suivi de la piste<sub>2</sub> par les majors pour des concentrations supérieures à 2,5 X 10<sup>-2</sup> gl./piste. Par contre, on remarque une réponse particulièrement élevée des majors aux concentrations de 1 et 4 glandes par piste. En moyenne, les majors suivent 2 fois mieux la piste que les minors à ces concentrations optimales.

Probabilité des minors et des majors de quitter la piste

Le logarithme népérien du pourcentage de minors de *Ph.pallidula* encore présentes sur la piste décroît linéairement avec la distance parcourue (fig.2A) : le nombre de minors suivant la piste sur au moins une distance donnée est donc une fonction exponentielle négative de la longueur suivie. Une telle distribution exponentielle déjà observée chez *Myrmica rubra* (Pasteels et al, 1986) signifie que la probabilité qu'a une minor de *Ph.pallidula* de quitter la piste est indépendante de la distance parcourue. Chez les majors, à la concentration optimale de 4 glandes par piste, la situation est fort différente (cf.fig.2B). La relation entre le logarithme népérien du pourcentage de majors encore présentes sur la piste et la distance déjà parcourue est loin d'être linéaire. On constate un net ralentissement de la vitesse de décroissance de cette courbe pour des distances parcourues élevées. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons dire si une telle courbe résulte d'un phénomène d'"apprentissage" du suivi de la piste (voir l'ajustement à la courbe expérimentale de la fig.2B) ou de l'existence de plusieurs groupes de majors dont certaines sont capables de suivre la piste sur des distances particulièrement élevées. Seul le marquage des individus permettra de résoudre ce dilemme.



Logarithme népérien du pourcentage de mineurs (+ : figure 2A) ou de majors (+ : figure 2B) suivant encore la piste (6,4 gl./cm) en fonction de la distance déjà parcourue. A chacune de ces courbes expérimentales est superposée son ajustement (en trait plein). Pour les mineurs (fig.2A), l'ajustement est obtenu avec une probabilité de quitter la piste constante ( $k = 4,05 \times 10^{-2}$ ). Pour les majors (fig.2B), il est obtenu avec une probabilité de quitter la piste décroissant avec la distance déjà parcourue ( $k(r) = 3,5 \times 10^{-2} - 2,52 \times 10^{-4} \times r + 4,74 \times 10^{-7} \times r^2$  pour  $r \leq 300$  arcs).



#### DISCUSSION

Chez plusieurs espèces de *Pheidole* américaines (Wilson, 1976; Hölldobler et Möglich, 1980; Wilson et Hölldobler, 1985; Droual, 1983), bien que les majors se joignent à la masse des ouvrières lors des recrutements alimentaires ou défensifs, seule la caste minor est responsable du tracé et de l'établissement de la piste chimique. De même, chez *Ph.pallidula*, ce sont essentiellement les mineurs qui possèdent la phéromone de piste dans leur glande à poison, lieu le plus fréquent de production de cette phéromone chez les myrmécines (Attygale and Morgan, 1984).

Le polyéthisme des mineurs et des majors apparaît non seulement dans le tracé mais aussi dans le suivi d'une piste artificielle. Les

qualités physico-chimiques d'une piste artificielle étant différentes de celles d'une piste naturelle, le meilleur suivi des majors a été confirmé lors d'expériences complémentaires sur des pistes naturelles tracées lors de recrutements alimentaires (en préparation).

Une estimation de la fiabilité du signal de recrutement a été étudiée chez *Tetramorium caespitum* et *Tapinoma erraticum* en mesurant la fraction de fourmis recrutées arrivant à la source de nourriture. *T.caespitum* présente un succès moyen de 18% tandis que *T.erraticum* atteint une efficacité de 73% (Verhaege et al, 1980). Cet exemple nous montre l'énorme variation du bruit au niveau de la communication, selon les espèces, lors d'un recrutement alimentaire. Notre comparaison des suivis d'une piste artificielle par les mineurs et les majors de *Ph.pallidula* fait apparaître pour la première fois, l'existence de différents niveaux de réponse à la piste, cette fois au sein de la même espèce et de la même société.

Tant l'émission que la réponse différentielle de chacune des castes à la phéromone de piste semblent adaptatives quant à la stratégie de division du travail adoptée par une société de *Pheidole*. Lors d'un recrutement alimentaire, ce sont les mineurs de *Ph.pallidula* qui assurent l'exploration, découvrent la nourriture, retournent vers le nid et y recrutent des congénères. Les majors participent à la récolte, en nombre restreint mais assurent le découpage des sclérites, rendant ainsi possible l'exploitation des tissus mous par les mineurs. De même, si l'on suscite un recrutement défensif dans une société de *Pheidole*, ce sont les mineurs qui découvrent les intruses et qui assurent l'essentiel du recrutement. Quelques mineurs mordent et maintiennent ces intruses en attendant l'arrivée plus tardive des majors qui les mettent à mort d'une coupure au niveau du pétiole (Detrain, 1984).

En résumé, les mineurs ont toutes les qualités de parfaites exploratrices quel que soit le contexte, alimentaire ou défensif. Elles sont nombreuses et de petite taille; aussi la perte éventuelle de quelques mineurs dans cette tâche dangereuse qu'est l'exploration ne cause pas de grave préjudice à la société. La grande vitesse de déplacement des *Pheidole* par rapport à d'autres myrmécines (Bernard, 1984) favorise leur pouvoir exploratoire. Enfin, la phéromone de piste contenue dans leur glande à poison leur donne la potentialité d'amplifier leurs découvertes. Une tendance même légèrement plus élevée des mineurs à perdre la piste apparaît donc comme favorable à la société si l'on tient compte du rôle privilégié de cette caste minor dans l'exploration, la reconnaissance et la découverte soit de nouvelles sources de nourriture à exploiter, soit d'intruses à juguler. Quant aux majors, vu leur petit nombre et leur incapacité de tracer une piste aussi performante que celle des mineurs, elles sont de rares et médiocres exploratrices. Par contre, elles sont particulièrement efficaces dans des tâches bien définies comme le découpage des sclérites d'une proie ou la mise à mort d'une espèce compétitrice. Une réponse très directionnelle des majors à la piste est tout à fait adéquate pour ces fonctions bien précises et fort localisées.

**Remerciements:** Nous tenons à remercier C. Tilman pour la réalisation graphique de ce travail.

## REFERENCES

- ATTYGALE A.B. and MORGAN E.D., 1984.- Chemicals from the Glands of Ants. Chem. Soc. Rev., 13, 245-278.
- BERNARD F., 1984.- Recherches sur les Vitesses des Fourmis. C.R. U.I.E.I.S. (Sect. Franç.) Les Eyzies, 1, 151-160.
- DETRAIN C., 1984.- Division du Travail chez la Fourmi Pheidole pallidula - Formicidae - Myrmicinae. Mémoire de licence, Université Libre de Bruxelles, 84 pp.
- DROUAL R., 1983.- The Organization of Nest Evacuation in Pheidole desertorum Wheeler and Pheidole hyatti Emery (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 12, 203-208.
- EVERSHED R.P., MORGAN E.D. and CAMMAERTS M.C., 1982.- 3-Ethyl-2,5-Dimethylpyrazine, the Trail Pheromone from the Venom Gland of eight Species of Myrmica Ants. Ins. Biochem., 12(4), 383-391.
- HÖLDOBLER and MÖGLICH, 1980.- The Foraging System of Pheidole militica (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc., 27(3), 237-264.
- PASSERA, 1977.- Production des Soldats dans les Sociétés sortant d'Hibernation chez la Fourmi Pheidole pallidula (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae).- Ins. Soc., 24(2), 131-146.
- PASTEELS J.M., DENEUBOURG J.L., VERHARGE J.C., BOEVE J.L. and QUINET Y., 1986.- Orientation along terrestrial Trail by Ants in Mechanisms in Insect Olfaction, Oxford, Clarendon Press, 131-138.
- SZLEP-FESSEL, 1970.- The Regulatory Mechanism in Mass Foraging and the Recruitment of Soldiers in Pheidole. Ins. soc., 17(4), 233-244.
- VAN VORHIS KEY S.E., GASTON L.K. and BAKER T.C., 1981.- Effects of Gaster Extracts Trail Concentration on the Trail Following Behaviour of the Argentine Ant, Iridomyrmex humilis (Mayr). J. Ins. Physiol., 27(6), 363-370.
- VERHAEGE J.C., CHAMPAGNE P. et PASTEELS J.M., 1980.- Le Recrutement alimentaire chez Tapinoma erraticum (Hym. Form.). Biol. Ecol. Mediter., 7(3), 167-168.
- WILSON E.O., 1976.- The Organization of Colony Defense in the Ant Pheidole dentata Mayr (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 63-81.
- WILSON E.O. and HÖLDOBLER B., 1985.- Caste-specific Techniques of Defense in the Polymorphic Ant Pheidole embolopyx (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc., 32(1), 3-22.