

REGULATION DU POLYETHISME DE CASTES LORS DE L'EXPLOITATION DE  
RESSOURCES ALIMENTAIRES CHEZ LA FOURMI, *PHEIDOLE PALLIDULA*.

Claire Detrain

Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire (C.P.160), U.L.B.,  
50 av. F.Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique.

Chargé de recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique.

**Résumé.** Nous avons étudié les mécanismes de régulation du polyéthisme de castes chez *Ph.pallidula* lors de recrutements vers un agrégat de drosophiles transportables individuellement et vers des blattes uniquement exploitables sur place. Les majors montrent toujours un seuil plus élevé de réponse aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses. Ainsi, elles n'interviennent qu'en cas de haut renforcement de la piste et d'intenses invitations tactiles, lors de l'exploitation de blattes. Cette observation est intégrée dans une discussion générale sur la régulation du polyéthisme de castes chez les fourmis.

**Mots-clés:** fourmis, polyéthisme, affouragement, piste, invitations tactiles, seuils comportementaux, *Pheidole pallidula*

**Summary:** Regulatory mechanisms of caste polyethism during food exploitation by the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.).

Caste polyethism is compared for *Ph.pallidula* foraging to patched individually retrievable flies and unretrievable cockroaches. The higher threshold of behavioural response of majors to recruiters' tactile and chemical invitations is related to their selective recruitment during exploitation of unretrievable cockroaches characterized by highly concentrated food trails and intense tactile invitations inside the nest. These observations are used for a general discussion about regulation of polyethism in ants.

**Key words:** ants, caste polyethism, foraging, trail, tactile invitations, behavioural thresholds, *Pheidole pallidula*.

### Introduction

La fourmi à caste neutre dimorphique, *Ph.pallidula* fait preuve d'une grande souplesse dans ses techniques de récolte. Les proies sont ramenées au nid, soit individuellement, soit collectivement. Elles peuvent être également exploitées sur place par le biais de pistes alimentaires. Au large éventail de proies récoltées par *Ph.pallidula* correspond donc une grande diversité dans ses modes d'affouragement, ainsi que dans la participation relative des deux castes d'ouvrières minors et majors. En effet, contrairement à plusieurs espèces de *Pheidole* du Nouveau Monde ( p.ex. *Ph.oxypops* (Fowler, 1984) où la

récolte est exclusivement dévolue à la caste minor, chez *Ph.pallidula*, minors et majors peuvent s'impliquer toutes deux activement dans l'exploitation de ressources alimentaires. La mobilisation des majors est cependant étroitement liée au type de nourriture exploitée. Chez *Ph.dentata* (Itzkowitz & Haley, 1983), une source compacte (oeuf entier cuit dur) est exploitée, via une piste plus dense, par un plus grand nombre de majors qu'une source morcelée aux particules transportables individuellement (fins morceaux d'oeuf cuit dur). De la même manière, chez *Ph.pallidula*, pour des nombres totaux de minors mobilisées vers l'aire comparables, les majors recrutées sont significativement (test t Student,  $p < 0,05$ ) plus nombreuses lors de l'exploitation de blattes (*Periplaneta americana*) que lors de la récolte de drosophiles (*Drosophila melanogaster*), les majors ne participant pas ou du moins en nombre négligeable à l'exploitation de ces petites proies transportables individuellement (Detrain, en préparation). La mobilisation de la caste major semble donc liée à l'existence d'un recrutement massif, rapide et intense de la société vers l'aire observé lors de l'exploitation sur place d'une nourriture intransportable de grande taille. Cette participation sélective de la caste major pourrait reposer sur de simples différences entre castes dans leurs seuils de perception/ réponse aux stimuli des recruteuses. C'est pourquoi, dans cet article, l'effet recruteur de la piste chimique et des invitations tactiles a-t-il été comparé pour les deux castes minor et major de *Ph.pallidula*.

#### Matériel et méthodes

Invitation chimique: effet recruteur de la sécrétion de la glande à poison.

La piste chimique étant un facteur du recrutement, nous avons observé l'évolution de la réponse des minors et des majors à des quantités croissantes de sécrétion de la glande à poison de minors, source de la phéromone de piste chez *Ph.pallidula* (Ali *et al*, 1989). Les réponses des deux castes sont étudiées pour 6 quantités de sécrétions glandulaires s'échelonnant de  $10^{-3}$  glande à 1 glande à poison. Ces quantités (déposées sur un carré de papier de  $0,25 \text{ cm}^2$  sous la forme de  $25 \mu\text{l}$  d'extraits hexaniques de glandes à poison de minors) sont obtenues par dilution d'un extrait de base de 12 glandes à poison de minors /  $300 \mu\text{l}$  d'hexane tridistillé. Afin de limiter les perturbations comportementales liées à une saturation des sensilles chemoréceptrices des antennes, les tests sont toujours effectués par ordre croissant de concentrations. A chaque expérience, pour les individus restant dans le nid, on estime leur "mise en éveil" en mesurant le nombre de minors et de majors en mouvement se déplaçant sur plus d'un cm. Ces mesures sont réalisées grâce à l'enregistrement vidéo (grossissement de 4,5 fois) du comportement des fourmis dans le nid sur un secteur de  $3 \times 4 \text{ cm}^2$  autour de l'entrée. Pendant 5 min, ces valeurs sont mesurées toutes les minutes ainsi que juste avant la présentation du papier test.

Invitation tactile : effet recruteur des antennations dans le nid

Lors de recrutements vers des blattes (préalablement tuées par congélation), nous avons suivi le plus grand nombre possible de minors recruteuses, à savoir toute fourmi rentrant au nid après avoir trouvé la source de nourriture, qu'elle s'y soit alimentée ou non.

L'analyse fine de leurs comportements dans le nid est possible grâce au dépouillement d'un enregistrement vidéo, image par image, à intervalle de  $4/100^{\text{ème}}$  sec. Comme l'efficacité des invitations tactiles tend à diminuer avec le temps (Szlep-Fessel, 1970), nous avons porté uniquement notre attention sur les recruteuses rentrant au nid pendant la phase de croissance du recrutement. Notre étude de l'impact des invitations tactiles sur le recrutement des minors et des majors consiste alors à quantifier l'influence de chaque invitation sur la mobilité de la fourmi stimulée. Afin d'éviter toute perturbation de nos mesures due à une invitation de la fourmi recrutée en dehors du champ filmé par notre caméra, nous observons les réponses aux stimulations d'une recruteuse uniquement chez les individus à l'arrêt, présents dans le champ de la caméra depuis plus d'une minute. On calcule ensuite les pourcentages d'individus stimulés mis en mouvement (déplacement à vitesse normale ou accélérée sur une distance de plus de 1 cm) et les pourcentages de sorties induites par chaque type de contact antennaire.

#### Résultats

Invitation chimique

L'introduction d'extraits de glandes à poison augmente la mobilité des minors dans le nid qui croît sensiblement jusqu'à des valeurs de 70 à 80 % de minors en mouvement pour des quantités supérieures ou égales à  $10^{-1}$  glande (Fig. 1). A ces quantités, les pourcentages restent toujours significativement différents du témoin sur l'ensemble des 5 minutes d'observation. Bien qu'il existe une décroissance au cours du temps du pourcentage de minors en mouvement, celle-ci est lente car, dès qu'elles ont été mobilisées par la sécrétion de la glande à poison, les minors ont tendance à rester dans cet état d'"agitation". La situation est nettement différente pour les majors (Fig. 2). Au moment de l'introduction du papier, pour des quantités élevées de sécrétions supérieures ou égales à  $10^{-1}$  gl., on note un pourcentage de majors en mouvement comparable à celui des minors (soit environ 80 %). Cependant, cette mobilité des majors décroît très rapidement dès la première minute, les majors retombant dans l'état d'immobilité qu'elles présentent habituellement au sein de la société. Systématiquement, la mobilité des majors en présence de sécrétion de glandes à poison est donc toujours moins intense et de plus courte durée que celle des minors.

Invitation tactile

Dans notre étude, nous avons tenu compte non seulement des comportements d'invitation intenses (battements antennaires accélérés et prolongés) mais aussi de simples antennations effectuées par les recruteuses. Notre classification des invitations tactiles est fondée sur deux critères:

- la durée du contact antennaire. Arbitrairement, nous avons distingué les contacts antennaires de moins ou de plus d'une seconde.
- le degré d'excitation de la recruteuse estimé par sa vitesse de déplacement.

Nous reconnaissons ainsi 4 catégories:

1\*) et 2\*) les contacts antennaires durant moins ou plus de 1 seconde, distribués par des recruteuses se déplaçant à vitesse normale. Ces antennations lentes varient d'un bref contact antennaire jusqu'à une

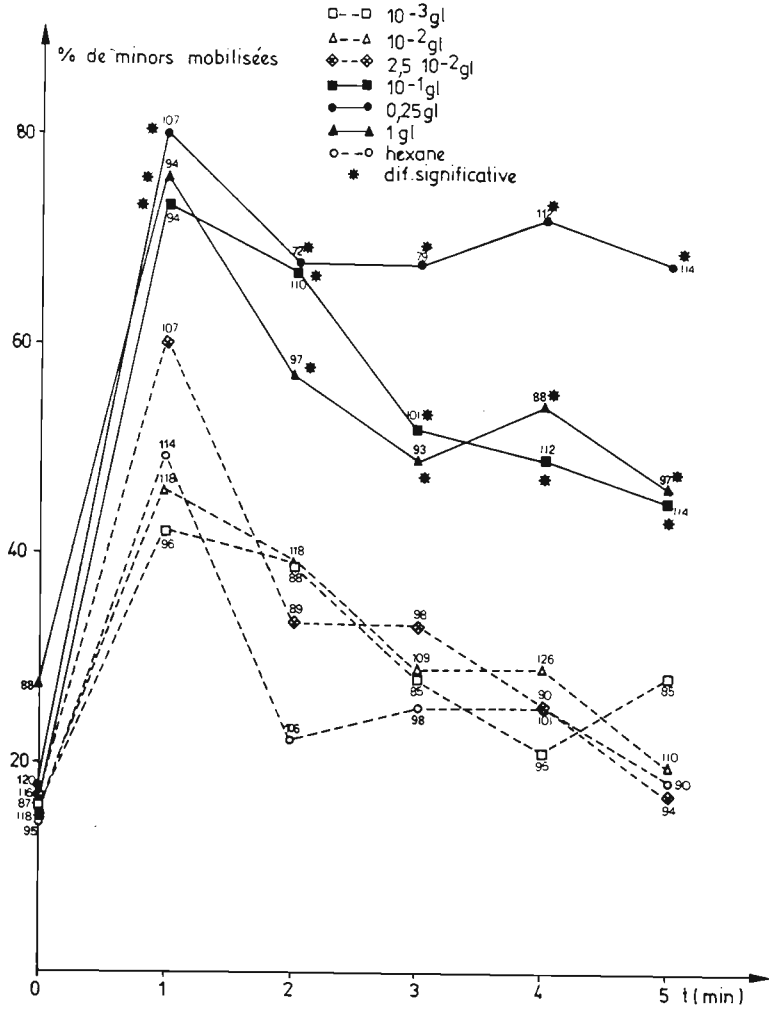


Figure 1 - Mobilisation des minors de *Ph.pallidula* induite par des quantités croissantes en sécrétion de glande à poison de minors. Chaque pourcentage est calculé sur base du nombre total (valeur en regard de chaque point) de fourmis observées pendant les 5 expériences. Chaque pourcentage de fourmis mobilisées est comparé à celui du témoin par un test de  $\chi^2$  avec un niveau de signification de 0,05 (\* différence significative).

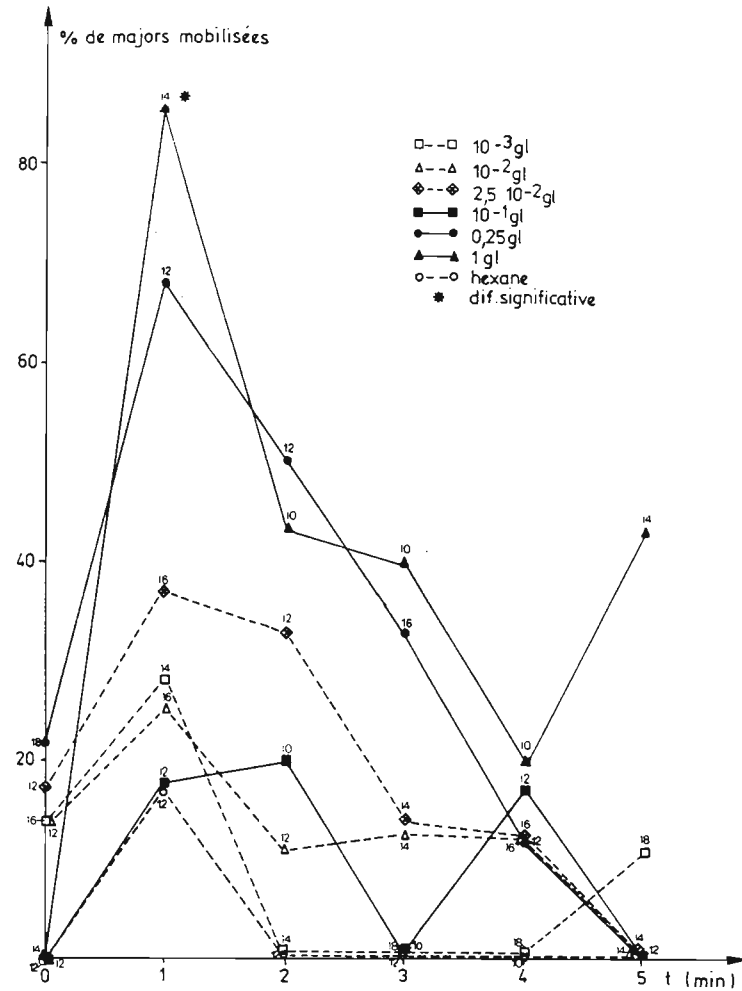


Figure 2 - Mobilisation des majors de *Ph.pallidula* induite par des quantités croissantes en sécrétion de glande à poison de minors. Mêmes remarques que pour la figure 1.

"exploration" antennaire réciproque en face à face pouvant durer plus d'une seconde, apparentée aux contacts antennaires de reconnaissance interindividuelle souvent observés en dehors de tout contexte de recrutement. Certains contacts antennaires lents de plus de 1 seconde

Type d'invitation tactile	Caste invitée	n	% mouvement	% c. accél.	% sorties
C.ant. (<1 sec) Vitesse normale de la recruteuse	Minor	44	36%	0%	7%
	Major	11	27%	0%	9,1%
			N.S. p=0,80	N.S. p=1	N.S. p=0,90
C.ant. (>1 sec) Vitesse normale de la recruteuse	Minor	6	67%	17%	0%
	Major	2	0%	0%	0%
			N.S. p=0,21	N.S. p=0,75	N.S. p=1
Flag.ant. (<1 sec) Course accélérée de la recruteuse	Minor	162	65%	33%	18%
	Major	31	23%	6,4%	9,7%
			S.*** p<0,001	S.* p<0,05	N.S. p=0,70
Flag.ant. (>1 sec) Course accélérée de la recruteuse	Minor	10	100%	80%	80%
	Major	18	89%	22%	61%
			N.S. p=0,40	S.* p<0,005	N.S. p=0,21

Tableau 1 - Impact des invitations tactiles des recruteuses sur la mobilisation ou la sortie des minors et des majors invitées. Pour un même type de contact antennaire les réponses des minors et des majors sont comparées statistiquement par un test de  $X^2$  ou Fischer (niveau de signification de 0,05).

(2 cas sur les 6 observés) en diffèrent néanmoins par leur association à des comportements de régurgitation. 3\*) et 4\*) les flagellations antennaires de moins ou plus de 1 seconde, précédées d'une course accélérée de la recruteuse. La recruteuse fort excitée, souvent mandibules ouvertes (émission de phéromone d'alarme ?), parcourt le nid à grande vitesse. Ses antennations sont de forte amplitude et souvent accompagnées d'oscillations longitudinales du corps.

Du tableau 1, il apparaît clairement que plus les battements antennaires sont intenses et prolongés, plus la tendance des minors et des majors à se mettre en mouvement, voire à entamer une course accélérée, est grande. Néanmoins, cette augmentation d'activité diffère selon la caste invitée. Systématiquement, le pourcentage de majors en mouvement ou entamant des courses accélérées est toujours inférieur ou égal à celui obtenu chez les minors pour un même type de contact antennaire. Cette différence de réponse est statistiquement significative (test de  $X^2$  ;  $p < 0,05$ ) pour des flagellations antennaires de courte durée (moins de une seconde). L'observation des flagellations antennaires de plus longue durée (plus d'une seconde) mène à des

constatations analogues. En effet, si on observe toujours un taux élevé de mobilisation, l'intensité de cette mise en mouvement varie selon la caste contactée. Ainsi, le pourcentage de courses accélérées des majors invitées est significativement (test de Fischer:  $p < 0,005$ ) inférieur à celui des minors. Cette "inertie" des majors à se mettre en mouvement est confirmée par la comparaison des pourcentages de sortie de chaque caste. Sans être significativement différents, ils sont toujours, soit du même ordre de grandeur (pour les simples contacts antennaires), soit inférieurs (pour les flagellations antennaires) lorsque la fourmi invitée est une major.

L'ensemble de ces observations indique donc clairement que les seuils de réponse aux stimulations tactiles et chimiques d'une recruteuse sont nettement plus élevés pour les majors que pour les minors.

### Discussion

Chez *Ph.pallidula*, le degré de participation de la caste major varie selon la nourriture exploitée. Ainsi, en présence de blattes, un recrutement immédiat et intense des minors associé à une participation active de la caste major répond aux conditions requises pour l'exploitation d'une large source intransportable, à savoir sa monopolisation rapide et sa défense efficace face aux espèces compétitrices. Le recrutement de majors requiert donc l'existence d'une piste chimique hautement renforcée où la concentration élevée en sécrétion de glande à poison stimule leur sortie vers l'aire. D'intenses invitations tactiles de la recruteuse sont également nécessaires. La participation sélective des majors repose partiellement sur un mécanisme de réponse différentielle des minors et des majors aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses. Un système comparable de régulation du polyéthisme chez *Nasutitermes costalis* a déjà été proposé par Traniello & Buscher (1985). Chez ce termité, les soldats sortent les premiers du nid, suivis par les ouvriers lorsque la piste est bien renforcée. Ce recrutement différentiel est donc un phénomène dépendant de la quantité de phéromone de piste où les ouvriers montrent un seuil de réponse à la phéromone plus élevé que les soldats.

La découverte chez *Ph.pallidula* de différences quantitatives dans les seuils de réponse des minors et des majors dépasse le cadre d'une simple analyse de la division du travail lors de la récolte de proies et donne les bases expérimentales pour une meilleure compréhension du polyéthisme de castes chez *Pheidole spp.* Ainsi, habituellement, la caste major apparaît comme limitée à quelques comportements bien définis comme la défense ou le broyage de graines. Dans cette optique de caste enfermée dans un répertoire comportemental strict, seule une modification de la proportion d'ouvrières minor/major permet à la société de s'adapter aux contraintes du milieu (augmentation du couvain, abondance d'espèces compétitrices, ...) de façon à la maintenir dans un état d'efficacité et de protection optimales (Oster & Wilson, 1978). Cependant, des études sur *Ph.dentata* (Calabi & Traniello, 1988, 1989; Johnston & Wilson, 1985) et *Ph.fervida* (Ono, 1984) n'établissent aucune relation nette entre la proportion des castes au sein de la société et les caractéristiques de son biotope. Cette difficulté à confirmer expérimentalement les modèles ergonomiques est due à l'absence de prise en compte de la "flexibilité" comportementale de la caste major. Or, la découverte d'un seuil de réponse aux stimuli

plus élevé chez la caste major aide à la compréhension de leur répertoire comportemental et de sa "flexibilité". Ainsi, la participation des majors à des tâches "inhabituelles" (par ex. le soin au couvain) lorsque leur pourcentage dans la société augmente (Wilson, 1985) serait due à leur perception de stimuli (par ex. la demande de nourriture par une larve) plus intenses et persistants qu'en situation normale, où la caste minor au plus faible seuil de réponse comportementale supprime rapidement ces stimuli par l'accomplissement des tâches. Dans un environnement aux fluctuations fréquentes, cette "flexibilité" comportementale est à la fois plus souple et plus économique pour la société que la production de nouvelles majors qui pourraient rapidement s'avérer inutiles.

En conclusion, si la découverte d'un seuil de réponse plus élevé des majors aux stimulations chimiques et tactiles des recruteuses permet de comprendre la mobilisation sélective des majors aux points stratégiques vers des proies de grande taille intransportables individuellement, elle donne aussi les bases expérimentales d'une recherche plus vaste sur les mécanismes de régulation adaptative à court terme du polyéthisme au sein de la fourmière.

#### Références

- ALI M.F., MORGAN D., DETRAIN C., ATTYGALLE A.B., 1988. - Identification of a component of the trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiol. Entomol.*, 13, 257-265.
- CALABI P., TRANIELLO J.F., 1988. - On the adaptive nature of social organization: caste ratios in the ant *Pheidole dentata* lack ecological correlates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 69-78.
- CALABI P., TRANIELLO J.F., 1989. - Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata*. *J. Insect Behavior*, 2, 663-678.
- FOWLER H.G., 1984. - Recruitment, group retrieval and major worker behavior in *Pheidole oxyops* Forel. *Rev. Brasil. Biol.*, 44, 21-24.
- ITZKOWITZ M., HALEY M., 1983. - The food retrieval tactics of the ant *Pheidole fallax* Mayr. *Ins. Soc.*, 30, 317-322.
- JOHNSTON A.B., WILSON E.O., 1985. - Correlates of variation in the major/minor ratio of the ant *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78, 8-11.
- ONO S., 1984. - A preliminary study of the effect of the existence of competitor on the soldier production in the ant *Pheidole fervida* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Kontyû*, 52, 332-334.
- OSTER G.F., WILSON E.O., 1978. - *Caste and ecology in social insects*. Princeton University Press, Princeton, 352 pp.
- SZLEP-FESSEL R., 1970. - The regulatory mechanism in mass foraging and the recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Ins. Soc.*, 17, 233-244.
- TRANIELLO J.F., BUSHER C., 1985. - Chemical regulation of polyethism during foraging in the Neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *J. Chem. Ecol.*, 11, 319-322.
- WILSON E.O., 1985. - Between caste aversion as a basis for division of labor in the ant, *Pheidole pubiventris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 35-37.