

RECONNAISSANCE DES LARVES PAR LES OUVRIERES CHEZ LA FOURMI
Camponotus vagus Scop. ROLE DES HYDROCARBURES CUTICULAIRES
 ET FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

A. BONAVIDA-COUGOURDAN¹ & J.L. CLEMENT² & C. LANGE³

- 1) CNRS/Ethologie, 31 chemin J. Aiguier, 13402 Marseille Cedex 9, France, et Département de Psychophysiology, univ. de Provence, Marseille
- 2) Laboratoire d'Evolution UA CNRS 681, Univ. Pierre et Marie Curie, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris, France
- 3) Laboratoire de Chimie Organique Structurale, UA CNRS 455, Univ. Pierre et Marie Curie, 4 place Jussieu, Paris, France

Résumé : Les ouvrières sont capables de reconnaître, dans des expériences de choix mettant en jeu le comportement de "retrieving", les larves de leur société et de les distinguer de larves étrangères appartenant à d'autres sociétés, de même espèce. Elles ne font plus cette discrimination quand ces larves étrangères ont été adoptées pendant 20 jours par des ouvrières de la même société qu'elles. Il y a eu, au cours de la période d'adoption, modification des signaux de reconnaissance coloniale émis par les larves : chez les larves adoptées, les proportions des hydrocarbures cuticulaires qui participent à la signature chimique tendent à évaluer ou égalent les valeurs enregistrées chez les larves de la société d'adoption. La signature chimique de la société, responsable de la reconnaissance entre adultes, est donc responsable aussi de la reconnaissance, par les ouvrières, des larves appartenant à leur société.

Mots-clés : Fourmis - Larves - Reconnaissance - Hydrocarbures cuticulaires .

Summary : Larvae recognition by workers in the ant *Camponotus vagus* Scop. The role of cuticular hydrocarbons and environmental factors.

In choice tests involving retrieval behavior, workers are able to discriminate larvae of their own society from alien conspecific larvae. They are not able to do this discrimination when alien larvae were held for 20 days with workers' sisters. During this time the colony recognition signal changes : in larvae adopted by foreign workers proportions of cuticular hydrocarbons involved in the chemical signature become similar or nearly similar to those of resident larvae. Therefore the chemical signature responsible for nestmate recognition among workers also appears responsible for recognition and discrimination of nestmate and foreign larvae by workers.

Key words : Ants - Larvae - Recognition - Cuticular hydrocarbons.

Introduction

Dans les sociétés de Fourmis, comme dans toutes les sociétés animales complexes, les processus de reconnaissance et de discrimination jouent un rôle essentiel. Ils constituent un des supports de l'organisation de la société et de sa régulation.

Nous avons démontré que chez la Fourmi *Camponotus vagus* le signal impliqué dans la reconnaissance des membres de la société est formé d'un mélange d'hydrocarbures cuticulaires, dont les proportions varient d'une société à l'autre, et

qui constitue la signature chimique de chaque société (BONAVITA-COUGOURDAN, CLEMENT, 1986 ; BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987). Ce rôle des hydrocarbures dans la "nestmate recognition" a été confirmé pour une autre espèce du même genre, *Camponotus floridanus* (MOREL et VANDER MEER, 1987, MOREL et al., 1988) et pour *Cataglyphis cursor* (LENOIR et al., 1988).

Le comportement des fourmis adultes vis-à-vis des larves étrangères diffère de celui qu'elles présentent vis-à-vis des ouvrières : les ouvrières acceptent de soigner des larves de leur espèce provenant d'autres colonies (LENOIR 1981 ; ELMES et WARDLAW, 1983 ; FEBVAY et al., 1984) et même des larves d'espèces différentes, phylogénétiquement proches (BRIAN, 1975 ; ELMES et WARDLAW, 1983), voire appartenant à des genres différents (PLATEAUX, 1960 ; SUDD, 1967).

Nous avons montré (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1988) que les ouvrières de la Fourmi *Camponotus vagus* sont cependant aptes à reconnaître les larves de leur société et à les distinguer de larves étrangères de même espèce. Il y a une corrélation entre les faits éthologiques (récupération plus rapide des larves de leur société que des larves étrangères) et les analyses des hydrocarbures cuticulaires larvaires (en G.C. et G.C./M.S.) : 1) les larves présentent les mêmes hydrocarbures cuticulaires que les adultes, mais en proportions différentes (les spectres sont propres à chacune de ces catégories) ; 2) les larves possèdent, au moins en partie, la signature chimique de la société.

Sachant que les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine de l'odeur de la société, de sa signature chimique, chez l'espèce étudiée, nous avons émis l'hypothèse que c'est sur la signature chimique portée par les larves qu'est fondée leur reconnaissance par les ouvrières. C'est cette hypothèse que nous avons soumise à vérification.

Matériel et Methodes

1. Nous avons réalisé des adoptions croisées en faisant adopter, pendant 20 jours, par des ouvrières d'une société A (Riboux, Bouches-du-Rhône) des larves, de petite taille, d'une société B (Valbonne, Alpes-Maritimes), et inversement. Les sociétés A et B présentaient des signatures chimiques très différentes et les adultes manifestaient une forte agressivité réciproque.

Nous avons constitué pour chaque série expérimentale des lots de larves et d'ouvrières :

- larves de la société A, élevées par leurs soeurs (larves Aa) ;
- larves de la société A élevées par des ouvrières de la société B (larves Ab) ;
- larves de la société B, élevées par leurs soeurs (larves Bb) ;
- larves de la société B, élevées par des ouvrières de la société A (larves Ba).

Trois séries d'expériences éthologiques et d'analyses chimiques ont été effectuées à partir de sociétés provenant des populations de Riboux et de Valbonne : l'une en juin (larves à développement rapide), les deux autres en septembre et en octobre (larves destinées à hiverner).

L'entretien prolongé d'un groupe d'ouvrières et de larves provenant de chaque société a permis de vérifier l'orientation des larves dans le sens ouvrière.

2. Pour chaque série d'expériences, nous avons réalisé des extraits cuticulaires de chaque type de larves (larves adoptées ou non adoptées). Un extrait a été réalisé aussi à partir de larves prélevées directement dans leur société au moment de la constitution des lots. Nous disposons pour chaque série expérimentale de 5 extraits de larves Aa, 5 de larves Ab, 5 de larves Bb et 5 de larves Ba. Nous avons comparé, dans les chromatogrammes obtenus à partir de ces extraits, les proportions relatives des 45 pics d'hydrocarbures cuticulaires les plus importants.

3. Dans chacune des 3 séries expérimentales, nous avons réalisé des expériences de choix mettant en jeu chez les ouvrières le comportement de récupération, puis de transport dans le nid, de larves déposées dans l'aire de récolte de leur société.

Dans chacune des 3 séries, les ouvrières ont eu à choisir entre 5 larves de leur société et 5 larves étrangères élevées par des ouvrières soeurs de ces larves. Dans les séries 2 et 3, les ouvrières de chaque société ont été soumises à une série de tests supplémentaires dans lesquels elles avaient le choix entre des larves de leur société (Aa ou Bb) et des larves d'origine étrangère élevées par des ouvrières nourrices soeurs de celles auxquelles le choix était proposé (Ba ou Ab).

Résultats

A - Analyses chimiques

1. Le spectre d'hydrocarbures cuticulaires des larves se modifie au cours de la période d'adoption (fig. 1 et 2). La modification concerne les pics qui caractérisent la société chez les larves et les ouvrières. Ces pics pour lesquels la différence entre larves Aa et Ab, ou entre Bb et Ba, est significative (test non paramétrique de Mann-Whitney bilatéral) sont les suivants : 16 (7 MeC29), 27 (3,25 diMeC31, 4,26 diMeC31), 29 (7 MeC31, 9 MeC31), 32 (1 ou plusieurs composés du mélange : 5,11 diMe31, 5,13 diMeC31, 5,15 diMeC31, 5,17 diMeC31, 5,19 diMeC31), 40 (11 MeC33, 13 MeC33, 15 MeC33), 42 (1 composé du mélange : 2,19 diMeC33, 3,21 diMeC33, 4,23 diMeC33).

Chez les larves adoptées, les proportions relatives de ces produits tendent à se rapprocher des valeurs enregistrées chez les larves de la société d'adoption. Elles peuvent même être de même ordre : pas de différence significative ($p < 0,05$).

2. Les larves adoptées par les ouvrières étrangères peuvent cependant conserver des caractéristiques propres à leur société d'origine.

3. Ces résultats sont mis en évidence par les analyses de correspondance réalisées séparément pour chaque série (fig. 3).

B - Expériences éthologiques

Les ouvrières A (ou les ouvrières B) lorsqu'elles ont le choix entre des larves de leur société Aa (ou Bb) et des larves étrangères Bb (ou Aa) ramènent plus rapidement dans le nid les larves de leur société que les larves étrangères (cf. BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1988). Mais si elles ont le choix entre leurs propres larves et des larves étrangères qui ont été soignées par leurs soeurs nourrices (Ba ou Ab), elles ramènent aussi rapidement les 2 types de larves (tests des log-rangs, life test procedure S.A.S.).

Conclusions

1. Les ouvrières ne sont donc plus capables de distinguer les larves de leur propre société et des larves étrangères qui ont été élevées par des ouvrières soeurs de

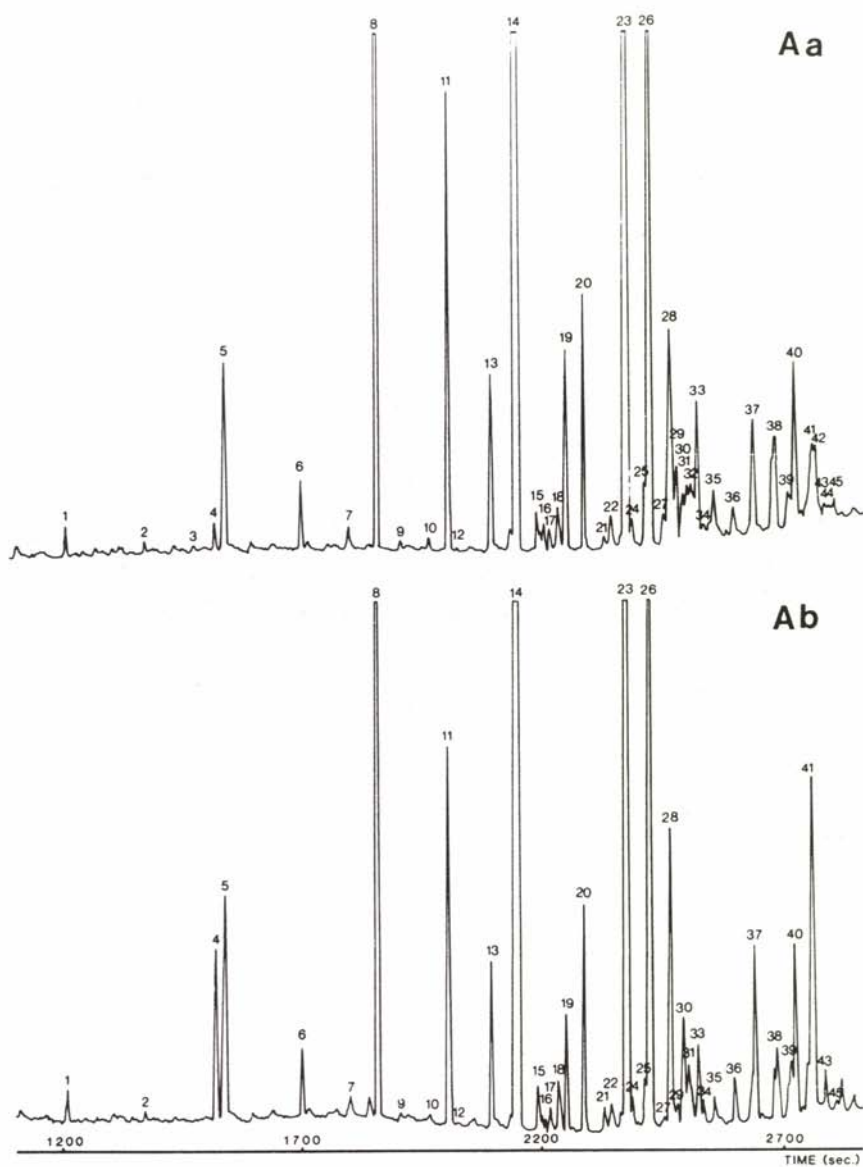


Fig. 1. - Spectres des hydrocarbures cuticulaires des larves de la société A (série expérimentale 3), élevées par les ouvrières de leur société (larves Aa) ou par des ouvrières étrangères B (larves Ab).

Fig. 1. - Spectra of cuticular hydrocarbons of larvae from colony A (series 3) reared by workers of their own colony (larvae Aa) or by foreign workers B (larvae Ab).

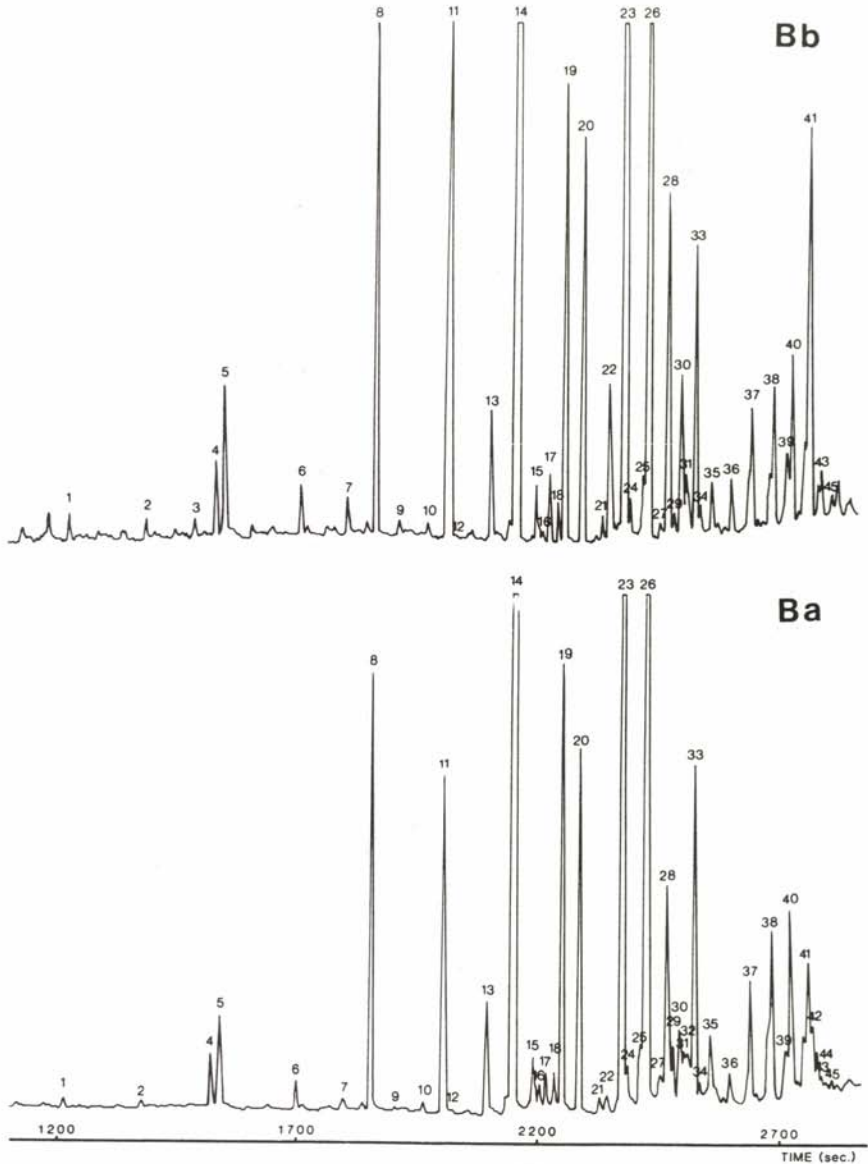


Fig. 2. - Spectres des hydrocarbures cuticulaires des larves de la société B (série expérimentale 3), élevés par les ouvrières de leur société (larves Bb) ou par des ouvrières étrangères A (larves Ba).

Fig. 2. - Spectra of cuticular hydrocarbons of larvae from colony B (series 3) reared by workers of their own colony (larvae Bb) or by foreign workers A (larvae Ba).

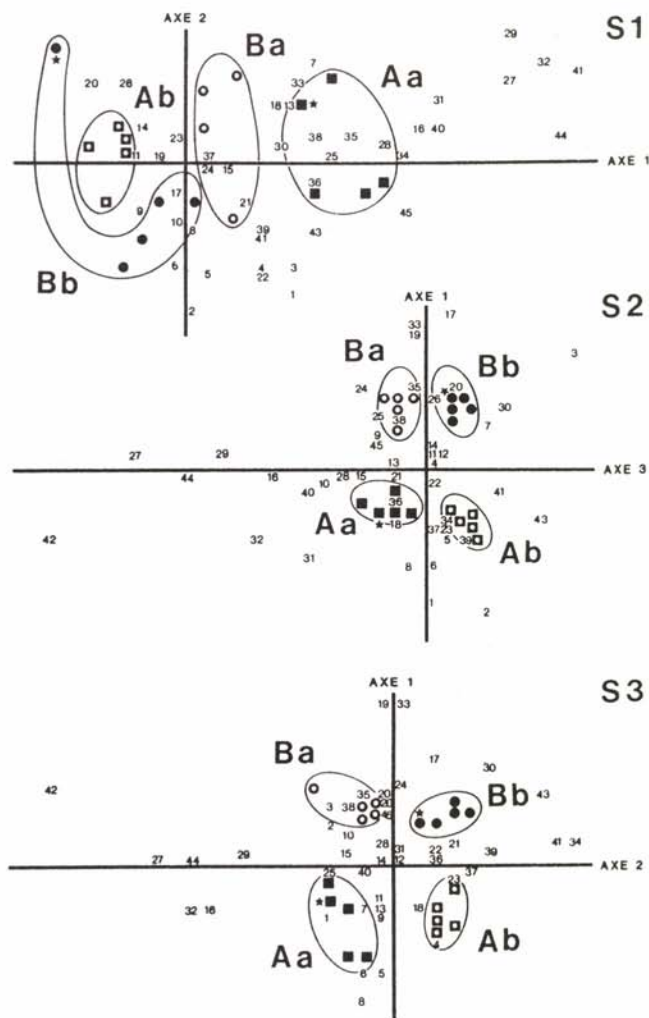


Fig. 3. - Analyses de correspondance réalisées séparément pour chaque série expérimentale S1, S2 et S3 à partir de 45 variables (proportions relatives des pics numérotés dans la figure 1) et de 20 groupes de larves (19 dans la série S1) : 5 groupes Aa, 5 Ab, 5 Bb et 5 (4 dans la série S1) Ba. Les points marqués d'un astérisque correspondent aux groupes de larves prélevées dans le nid d'origine.

Fig. 3. - Factorial correspondence analysis, performed separately for each experimental series S1, S2 and S3, from 45 variables (relative proportions of the numbered peaks in figure 1) and of 20 groups of larvae (19 in series S1) : 5 groups Aa, 5 Ab, 5 Bb and 5 (4 in series S1) Ba. Dots marked with an asterisk correspond to the groups of larvae directly taken from their nest.

celles auxquelles le choix est proposé. Cette inaptitude s'explique par les modifications de la signature chimique des larves au cours de l'adoption.

La signature chimique de la société, responsable de la "nestmate recognition", paraît bien responsable aussi de la reconnaissance par les ouvrières des larves qui appartiennent à leur propre société et de leur discrimination par rapport à des larves étrangères.

2 - La signature chimique, chez les larves, est largement conditionnée par l'environnement social. Ce processus dépend des contacts - *sensu lato* - avec les ouvrières qui les soignent. Il est indépendant de la présence de la reine ; en effet celle-ci était absente dans les groupes d'adoption. Dans les conditions naturelles, dans lesquelles la larve est élevée dans la société où elle est née par ses soeurs ou demi-soeurs, le processus de contact social lié à l'élevage est en corrélation étroite avec l'apparentement.

3 - Quant à l'origine des hydrocarbures cuticulaires larvaires, elle est sans doute complexe. Certains hydrocarbures caractérisent ce stade de développement par leurs proportions ; celles-ci pourraient être génétiquement contrôlées de façon directe. D'autre part, parmi les hydrocarbures dont les proportions diffèrent d'une société à l'autre, certains sont quantitativement modulables par l'environnement social et sont à l'origine de l'odeur de la société.

Le signal constitué par les hydrocarbures cuticulaires larvaires pourrait coder un message complexe : il permet la reconnaissance coloniale (c'est-à-dire la reconnaissance de la parentèle), mais il est susceptible aussi de permettre la reconnaissance spécifique et la reconnaissance des larves en tant que telles.

Références

- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., 1986. - Processus de reconnaissance chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bull. S.F.E.C.A.*, 49-55.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1987. - Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, 22, 1-10.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1988. - Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 306, 299-305.
- Brian M.V., 1975. - Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.*, 23, 745-756.
- Elmes G.W., Wardlaw J.C., 1983. - A comparison of the effect of a queen upon the development of large hibernated larvae of six species of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc.*, 30, 134-148.
- Febvay G., Mallet F., Kermarrec A., 1984. - Attractivité du couvain et comportement des ouvrières de la Fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* R. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 1, 79-86.
- Lenoir A., 1981. - Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Sociobiology*, 6, 153-178.
- Lenoir A., Clément J.L., Nowbahari M., Lange C., 1988. - Les hydrocarbures cuticulaires de la Fourmi *Cataglyphis cursor* : variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 4, 71-77.

- Morel L., Vander Meer R.K., 1987. - Nestmate recognition in *Camponotus floridanus* : behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. In : *Chemistry and Biology of Social Insects* (Xth Int. Congr. I.U.S.S.I.), Eder, Rembold ed., Peperny, München, p. 471.
- Morel L., Vander Meer R.K., Lavine B.K., 1988. - Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*) : behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22, 175-183.
- Plateaux L., 1960. - Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Ins. Soc.*, 7, 163-170.
- Sudd J.H., 1967. - *An introduction to the behaviour of Ants*. Arnold, London, 200 p.